
EST 1887
B.LOGIN & SON
MEDICAL PERIODICALS AND BOOKS
29 EAST 21ST ST NEWYORK
BLS

ANATOMISCHE HEFTE.

ERSTE ABTEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

---

29. BAND (87., 88., 89. HEFT).

ANATOMISCHE HEFTE.

BEITRÄGE UND REFERATE

ZUR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

FR. MERKEL
O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN.

UND

R. BONNET
O. Ö. PROF. DER ANATOMIE IN GREIFSWALD.

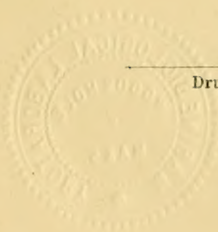
ERSTE ABTEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

29. **BAND** (87., 88., 89. HEFT.)

MIT 55 TAFELN UND 16 FIGUREN IM TEXTE.

WIESBADEN.
VERLAG VON J. F. BERGMANN.
1905.



Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

Inhalt.

Seite

Aus dem anatomischen Institut der Universität Bern.

DIE PNEUMATISATION DES MARKES DER VOGELKNOCHEN.

VON

FRAU BEILA BLUMSTEIN-JUDINA
AUS WITEBSK.

Mit 5 Figuren auf den Tafeln 1/3.

I. Einleitung.

Während bei den Säugetieren und beim Menschen das Vorkommen lufthohler Knochen auf das Kopfskelett beschränkt ist, finden wir bekanntlich in der Klasse der Vögel nicht bloss die Knochen des Schädels von der Nasen- und Paukenhöhle aus in grossem Umfange pneumatisiert, sondern es werden auch die Knochen des Rumpfskelettes in geringerer oder grösserer Ausdehnung im Laufe der Entwickelung lufthohl. Die pneumatischen Räume der Rumpfknochen kommunizieren dabei im allgemeinen mit den in der Umgebung der Lunge befindlichen Luftsäcken, welche als zarte dünnwandige Anhängsel der Lungen aufzufassen sind und entstehen. Hier wie bei den Schädelknochen lässt sich das Eindringen der Lufträume von aussen her Schritt für Schritt verfolgen. Von der Frage nach der Bedeutung und dem Nutzen der Pneumatisation ist diejenige nach den histologischen Vorgängen bei diesem Prozess und nach seinen nächstliegenden ontogenetischen Ursachen und Korrelationen scharf zu trennen.

Nach beiden Richtungen hin hat Strasser (in verschiedenen Arbeiten, s. Litt. V. 1—5) einheitliche Gesichtspunkte aufzustellen gesucht, welche sowohl für die lufthohlen Knochen der Säuger als für diejenigen der Vögel, und für die Knochen des Rumpfes und der Extremitäten so gut wie für diejenigen des Schädels wesentlich sein dürften. Was zunächst den ontogenetischen Vorgang der Pneumatisation betrifft, so ist in erster Linie wichtig

der Nachweis, dass es sich auch schon bei der Pneumatisation der Weichteile des Vogelkörpers durch die zwischen eingelagerten Luftsäcke nur um Interstitien handelt, welche durch das Auseinandertreten der mehr oder weniger gefestigten, nach eigenem Gesetz sich formenden Bestandteile des Körpers gebildet werden. Die Luftsäcke zwischen den Eingeweiden des Rumpfes, den Muskeln und Skelettstücken sind Schalträume. Dass die Luftsäcke, wie dies bei festeren, geformten Organen der Fall ist, durch ihr Eigenwachstum sich ihren Platz erzwingen, indem sie auf die Nachbarorgane auseinandertreibend wirken oder aktiv durch Resorption sich Platz schaffen, davon ist im allgemeinen nichts zu bemerken. Das Wachstum der geformten Bestandteile erscheint — ohne dass zunächst erörtert zu werden braucht, durch welche Vorgänge dies geschehen ist, — kunstvoll so geregelt, dass im allgemeinen ein allmähliches, successives Vordringen der Lufträume von bestimmten Ausgangspunkten aus nach der Peripherie hin möglich ist. Wenn ausnahmsweise zunächst die beim Auseinanderrücken der besser geformten Teile entstehenden Interstitien mit einer anderen Füllmasse, als mit Luft, etwa mit Gallertgewebe oder Fettgewebe, oder grossen venösen Räumen ausgefüllt werden, an deren Stelle später erst der Luftraum tritt, so ist solches nicht ein Beweis gegen die vertretene Anschauung, sondern im Gegenteil eine Bestätigung für dieselbe. Das Auseinanderrücken der architektonischen Bestandteile ist effektiv, als ein selbstständiger Vorgang, auch ohne Pneumatisation, unter Verwendung anderer Füllmassen als der Luft, innerhalb gewisser Grenzen möglich. Es möchte aber besonders häufig gerade da Interstitienbildung und Interstitienfüllung mit Fett oder Gallertgewebe etc. in Erscheinung treten, wo nachträglich noch Pneumatisation erfolgt, es sich also nur um eine provisorische Ausfüllung mit weichem Gewebe handelt. Von diesen Gesichtspunkten aus lässt sich nun auch die Vergrösserung des Hauptraumes der Nasenhöhle und der Paukenhöhle, welche

Höhlen man ja gern im Gegensatz zu ihren Nebenhöhlen noch als extraskelettär betrachtet, besser verstehen; weiterhin ist dann aber nach Strasser auch die eigentliche Knochenpneumatisation vom gleichen Gesichtspunkt aus zu beurteilen, als eine Interstitienbildung zwischen den expansiv auseinandertretenden architektonischen Einzelelementen der Skelettstücke, mit gleichzeitiger oder nachträglicher Luftausfüllung der Interstitien.

Auch ohne Pneumatisation findet bekanntlich am Knochen ein Auseinanderrücken der architektonischen Einzelelemente innerhalb gewisser Grenzen statt, wobei als Ausfüllungsmasse das Knochenmark figuriert, mit seinem grösseren oder geringeren Gehalt an Fettzellen und grossen venösen Räumen. Wenn nun an Stelle dieser Füllmasse früher oder später, unter Umständen sozusagen gleichzeitig mit dem Beginn des Auseinanderrückens der architektonischen Glieder, die Luft treten soll, muss natürlich zunächst für das Herantreten des extraskelettären Luftraumes an die Oberfläche des Skelettstückes gesorgt sein. Was dann die Pneumatisation des Skelettstückes selbst betrifft, so ist hier das Eindringen der Luft ins Innere, und die weitere Ausbreitung im Innern des Knochens zu unterscheiden. Wie die Ausbreitung der Lufträume im Innern fortschreitet, ist in gewisser Hinsicht leicht zu übersehen: Das eine Mal kann sie, mit der Erweiterung der Markräume sozusagen gleichen Schritt haltend, langsam in bestimmter Richtung geschehen. Das andere Mal sind bei Beginn der Pneumatisation schon grössere Markräume vorhanden; deren Markfüllung als eine provisorische wird dann mehr oder weniger rasch in grossem Umfang schwinden und durch Luftfüllung ersetzt werden. Besonderer Untersuchung aber bedürftig ist die Art des ersten Eindringens der Lufträume in die Knochen. Es geschieht dies öfters durch besondere enge Öffnungen (Pori pneumatici), welche am gleichen Knochen vor der Pneumatisation fehlen und auch bei verwandten Arten, wo die Pneumatisation unterbleibt, zeitlebens vermisst werden.

Hier in der Corticalis, wenn irgendwo, scheint die Bildung des Luftweges die direkte Folge der Anlagerung des Luftsackes resp. der pneumatischen Membran des Luftraumes zu sein. Doch erhebt sich die Frage, ob es sich dabei nicht etwa bloss um ein post hoc, und nicht um ein wirkliches propter hoc handelt.

Auf diesen Punkt hat Strasser sein besonderes Augenmerk gerichtet. Er stellte in seiner Abhandlung über die Luftsäcke der Vögel (Litt. V. 1) fest, dass durchaus nicht an jeden beliebigen Stelle, wo sich der Luftsack von aussen an die Knochenoberfläche anlegt, pneumatische Öffnungen entstehen, sondern dass solches immer nur geschieht an solchen Stellen, wo die Corticalis mechanisch entlastet ist. Es ist diese Behauptung von Strasser in seiner Arbeit „über die Luftsäcke der Vögel“ in etwas summarischer Weise gegeben und nicht bis ins einzelne hinein durch Belege gestützt worden. Es gründete sich aber die Behauptung auf eine sehr ausgedehnte Untersuchung der Pori pneumatici an sämtlichen Skeletten der ausgedehnten Sammlung der Breslauer Anatomie und auf das Ergebnis zahlreicher Präparationen ganzer Tiere, unter Würdigung der Beanspruchungsverhältnisse der Knochen, — wie ja auch in anderer Beziehung Strasser in genannter Abhandlung wesentlich nur die allgemeinen Ergebnisse seiner ausgedehnten Untersuchung über die Luftsäcke niedergelegt und eine Publikation der Einzelergebnisse seiner Arbeit zu geben unterlassen hat.

Die Änderung, welche durch das Herantreten des Luftsackes an eine mechanisch entlastete Corticalis hervorgerufen wird, denkt sich Strasser in folgender Art:

Selbst da, wo die Corticalis von weiter her durch die Biegungseinwirkung der von den Muskeln und vom Gelenk her wirkenden Kräfte nur wenig oder stellenweise gar nicht in Anspruch genommen ist, erleidet sie von Seite des Periostes her kleine mechanische Einwirkungen, solange dieses nach aussen überall mit Weichteilen, und wäre es auch nur mit einer aus

Gallerte oder Fettgewebe bestehenden interstitiellen Füllmasse, in Berührung steht. Und so lange dies geschieht, wird die Kontinuität der Knochenkortikallamelle erhalten bleiben. Tritt nun aber der Luftraum an das Periost heran, so kommen nunmehr auch diese kleinen mechanischen Einwirkungen in Wegfall, welche bis jetzt noch an der betreffenden Stelle sich geltend machten, an der Oberfläche sowohl als an den Fortsätzen des Periostes, welche mit Gefässen in die Markkanälchen der Corticalis eindringen. Hier kann nun Resorption der nicht mehr genügend mechanisch beanspruchten Knochenteile auftreten: es bleiben mehr und mehr nur die von weiter her in Anspruch genommenen Balken übrig; unter diesen selbst können mehr und mehr einzelne den Hauptwiderstand übernehmen, so dass unter Auslese einzelner Balken eine Resorption anderer und eine grössere Sonderung der übrig bleibenden eintritt. Durch die Bildung vergrösserter, bloss mit weicher Masse ausgefüllter Lücken der Corticalis aber ändern sich nun zugleich die Verhältnisse des in ihnen gleichsam blossgelegten Markes im Innern: Veränderungen, welche zum Schwund des Markes und zum Eindringen des Luftraumes führen. — Wie hier in der Corticalis, so können später dann auch im Innern, bei der Ausbreitung des Luftsackes, infolge der gänzlichen Umänderung der mechanischen Wechselwirkung zwischen Mark und Knochen einzelne Knochenbalken durch Resorption zum Schwund gebracht, und später können wohl auch die Zugangsöffnungen noch weiter umgestaltet und verändert werden; ja selbst die Hauptglieder der Architektur des Knochens dürften vielleicht bei weitgehender Pneumatisation eine derartige Abänderung ihrer Beanspruchung erfahren, dass eine weitere Expansion des Baues durch die Pneumatisation möglich gemacht wird. In alledem äussert sich dann gewiss innerhalb gewisser Grenzen eine gestaltende Einwirkung des Luftsackes auf den Knochen. Immerhin handelt es sich dabei doch eigentlich mehr nur um Nebenerscheinungen des

Knochenwachstums; letzteres ist im grossen und ganzen durch andere Momente als durch die Pneumatisation bestimmt. Die Pneumatisation aber erscheint als der sekundäre, von dem Knochenwachstum abhängige Vorgang; dem Luftsacke kommt im wesentlichen dabei nur eine passive Rolle zu.

Dem Vorgang der Pneumatisation muss durch die ganze vorausgegangene Entwickelung schon vorgearbeitet sein: durch das Auseinandertreten der Skelettstücke, der Muskeln und anderer extraskelettärer Weichteile (extraskelettäre Interstitienbildung), ferner durch ein erhöhtes frühzeitiges expansives Wachstum der Knochen selbst und durch Entlastung der Corticalis an bestimmten Stellen bezüglich der von aussen, von den Muskeln und vom Gelenk her wirkenden Kräfte.

Ein direkter gestaltender Einfluss kommt dem Luftraum wohl zu bei der Wegschaffung der Füllmasse, auch in beschränkterem Umfang bei der Resorption im Wege stehender Knochenteile. Es handelt sich aber dabei wesentlich nur um die Folgen der Veränderung der mechanischen Verhältnisse der Beanspruchung des Periostes, des Markes und des Knochens beim Herantreten des Luftsackes. Solche beschränkte gestaltende Einwirkung durch den Luftsack und die Luftmembran ist übrigens auch schon bei der Pneumatisation der Weichteile nicht ganz ausgeschlossen (Wegschaffung provisorisch gebildeter Füllmassen, kleine Änderungen in der Verbindung der Teile, im Verlauf der Gefässe, Nerven und anderer leicht verschieblicher Gebilde).

Man hätte sich im Gegensatz zu einer solchen, im ganzen doch mehr untergeordneten und sekundären Beteiligung der Lufträume bei den Gestaltungsvorgängen die Rolle der Lufträume und ihrer Begrenzungsmembranen ja ganz anders und viel intensiver vorstellen können. — Manche denken sich in der That insbesondere das Vordringen der Pneumatisation in den Knochen als direkte und reine Folge eines von dem Luftraum

oder der pneumatischen Membran ausgehenden resorptiven Angriffes, der entweder überall ansetzt oder durch besondere kunstvolle Einrichtungen auf ganz bestimmte, besonders für den Fortgang des Prozesses passende Stellen eingeschränkt ist. Man könnte sich dabei vorstellen und hat sich vorgestellt, dass der Luftsack sich wie eine bösartige Geschwulst gewissermassen in den Knochen einfrisst. Wenn Strasser gegen eine solche Annahme Front gemacht hat, so leitete ihn, abgesehen von allgemeinen Erwägungen und den bei der Pneumatisation der Weichteile beobachteten Erscheinungen namentlich die Beobachtung, dass die Bildung der Pori pneumatici und die sogenannte Einwucherung des Luftsackes in die Knochen nur an ganz bestimmten Orten stattfindet, an Feldern der Corticalis, welche in mechanischer Hinsicht eigenartig gestellt, relativ wenig in Anspruch genommen, verhältnissmässig „entlastet" sind. Wollte man der Nachbarschaft des Luftsackes ganz allgemein eine resorbierende Wirkung auf die Knochen zuschreiben, so müsste man dabei doch zugeben, dass dieselbe sich nur da zu äussern vermag, wo die anliegenden Knochen geringere Widerstandsfähigkeit weil geringere Beanspruchung aufweisen. Und es wäre schwer einzusehen, warum eine solche geringere Beanspruchung nicht schon für sich allein zur Lochbildung in der Corticalis führt, wenn man nicht zugeben will, dass eine solche nur möglich ist bei ganz vollkommener Entlastung einzelner Stellen der Corticalis, und dass gerade die völlige Entlastung nur an Stellen auftreten kann, welche von Luft bespült sind. Giebt man aber letzteres zu, so ist die Annahme eines allgemeinen Resorptionsvermögens der ganzen Luftsackmembran überflüssig. — Gegen die Annahme, dass andere als mechanische Verhältnisse die Bildung von Pori pneumatici bedingen, und dass bei der ersten Anlagerung des Luftsackes nur Rücksicht genommen ist auf möglichst erleichterten Fortgang des Prozesses in distaler Richtung, spricht sodann, dass die Pori pneumatici sich durchaus nicht immer an

den zuerst vom Luftsack erreichten oder etwa an den am meisten proximal gelegenen Stellen befinden, sondern eben nur an solchen nackten Stellen, die sich mechanisch in besonderer Weise verhalten. — Immerhin musste es im höchsten Grade wünschenswert und geboten erscheinen, die Vorgänge, die beim Herantreten des Luftsackes an den Knochen und beim Vordringen ins Innere der Knochen in der Luftsackwand und ihrer Nachbarschaft sich abspielen, genau histologisch zu verfolgen. Es war zu erwarten, dass eine solche Untersuchung willkommenen Aufschluss über einige der oben aufgestellten Fragen bringen werde, insbesondere musste doch im Fall eines lebhaften aktiven Wachstums und einer aktiven Einwucherungstendenz der Luftsackmembran die Erscheinung der Wucherung einerseits, der mechanischen Verdrängung oder lebhaften Resorption der Nachbargewebe andererseits sich erkennen lassen.

Obschon seit der genannten ersten Arbeit von Strasser über den Gegenstand bald 30 Jahre verstrichen sind, ist eine genaue Prüfung dieser Frage bis jetzt nicht erfolgt und ist die einzige Arbeit, welche sich auf diesen Gegenstand bezieht, diejenige von H. A. Wildermuth.

Kurz nach dem Erscheinen der Arbeit von Strasser über die Luftsäcke der Vögel (1877) publizierte H. A. Wildermuth, der zuvor schon die lufthaltigen Nebenräume des Mittelohres beim Menschen (Zeitschrift für Anatomie und Entwickelungsgeschichte W. His und W. Braune 1877) zum Gegenstand einer Studie gemacht hatte, seine im Laboratorium von Prof. Schwalbe in Jena angestellten Untersuchungen über die Pneumatisation des Humerus bei Vögeln (Litt.-Verz. 5).

In dieser Mitteilung beschreibt Wildermuth zunächst kurz die Architektur des Knochengebälkes am Humerus des Huhnes und der Taube, dann genauer die Mucosa pneumatica, welche die Lufthöhlen des Kochens auskleidet. Er konnte überall ein deutliches niedriges einfaches Plattenepithel nachweisen; zwischen

den grösseren kernhaltigen Platten sind kleinere, bei der Silberbehandlung in toto stärker braun gefärbte Elemente eingestaltet, die er als junge, beim Flächenwachstum beteiligte Schaltzellen auffasst.

Wildermuth nimmt an, dass der Mucosa pneumatica ausserdem eine besondere bindegewebige Grundschicht von ca. 0,015 mm Dicke zukommt, welche durch ein relativ dichtes Gefässnetz ausgezeichnet ist.

Den Gefässverlauf schildert Wildermuth von dem Humerus des Huhnes nach einem von ihm gefertigten Injektionspräparat folgendermassen:

„Aus der Arteria subclavia tritt zunächst ein starker Ramus pectoralis ab, welcher sich in zwei, vorwiegend für die gewaltige Muskelmasse des Thorax bestimmte Zweige teilt. Der untere dieser Zweige entsendet ausserdem noch einen Ast an die unteren, respektive hinteren Partien des Achselsackes. Der zweite von der Subclavia ausgehende Ast, welcher die Arteria thoracico-acromialis darstellt, versorgt ausser dem Schultergelenke und dem lateralen Ende der Clavicula die oberen Partien des genannten Luftsackes.

Der dritte Ast, stärker als die vorhergehenden, bildet als Arteria axillaris die direkte Fortsetzung der Subclavia. Unmittelbar nach seinem Abgang entspringt aus ihm ein Gefäss, welches am Caput humeri angelangt, teils Äste mit dem Achselluftsack in das Innere der Höhe schickt, teils mit ihren Endästen den oberen Teil des Gefässnetzes bildet, welches die Aussenseite des Oberarmbeines überzieht. Die eigentliche Arteria nutritiva humeri entspringt von einem Aste der Axillaris, welchen man füglich als Analogon der Arteria profunda brachii bezeichnen kann. Während ihres Verlaufes am Humerus schickt die Arteria nutritiva noch mehrere Gefässe zum periostalen Netz, das stärkste unmittelbar vor dem Eintritt in den Knochen, den sie in schiefer Richtung durchzieht; im Innern angelangt, teilt sie

sich in zwei Äste, von denen der obere, welcher rechtwinklig vom Hauptgefäss abgeht, mit den Gefässen anastomosiert, welche mit der Mucosa pneumatica durch die Luftöffnung eindringen, der untere Ast im unteren Teile des Knochens sich ausbreitet.

Das Foramen nutritivum liegt ungefähr in der Mitte des Knochens, aber etwas oberhalb desselben. Bei jungen Tieren mit noch markhaltigen Knochen ist das Foramen nutritivum entschieden weiter, als beim ausgebildeten pneumatischen Knochen. In einem Falle fand ich bei einer erwachsenen Taube den Durchmesser bis auf 0,2 mm reduziert, während das Durchschnittsmass dieser Lichtung bei jungen Tauben 0,46 mm beträgt.

Der Grund dieser Verengerung liegt in einer ringförmigen Apposition lamellärer Knochensubstanz, die ich namentlich bei Hühnern stark ausgeprägt fand, aber auch bei alten Tauben nicht vermisste.

Die Kapillargefässe bilden ein unregelmässiges, ziemlich enges Maschennetz, welches fast durchaus nur in einer Ebene liegt, und dessen Äste an einzelnen Stellen offenbar nur von Epithel bedeckt sind. Ein grosses Hindernis ist also dem direkten Austausch der Blut- und Luftgase nicht entgegengesetzt, und demgemäss auch Owens Ansicht (The Anatomy of the Vertebrates. Vol. II. S. 216) nicht a priori unhaltbar, welcher eine der Funktionen dieser Räume in einer förmlichen Respiration sucht."

Injektion der Lymphbahnen gelang nicht befriedigend, doch scheint nach Wildermuth wenigstens an einigen Stellen der von Schwalbe beschriebene perimyeläre Lymphraum vorhanden zu sein (Darstellung der auskleidenden Endothelzellen).

In seine Beschreibung der Verhältnisse des Markes werde ich später genauer eintreten, wohl aber ist hier gleich einzugehen auf Wildermuths Schilderung von der Bildung des Porus pneumaticus.

Nach Anlagerung des Achselluftsackes an den Humerus findet man nach diesem Autor die fibrilläre Schicht mit dem Periost innig verwachsen. Es tritt nun eine Wucherung der fibrillären Substanz an bestimmter Stelle auf, rings umgeben von Insertionen von Muskelbündeln am Periost resp. Knochen. Schnitte zeigen, dass die bindegewebige Grundlage der Luftsackwand an bestimmter Stelle des späteren Porus pneumaticus mit zackigen, kolbenförmigen Fortsetzungen gegen den Knochen vordringt, der dadurch ein gleichsam angefressenes Aussehen erhält. Das Bild erinnert ganz an das Vordringen einer pathologischen Neubildung gegen einen Knochen. Während so an einzelnen Punkten nur Einbuchtungen resp. buchtenförmige Resorptionen der kompakten Substanz entstehen, trifft man sehr bald Stellen, wo schon eine vollständige Perforation eingetreten ist, indem die fibrilläre Grundsubstanz des Achselsackes durch breite Stränge mit den Weichteilen in Verbindung getreten ist, welche die Räume der Spongiosa ausfüllen.

Es ist also hier noch kein mit Epithel ausgekleideter lufthaltiger Raum vorhanden, sondern die Compacta ist nur an vielen Stellen durch das Bindegewebe des Achselsackes durchbohrt und in diese Bindegewebszapfen stülpt sich dann später das Epithel ein.

Wildermuth kommt bezüglich des Eindringens des Luftsackes zu folgendem Schlusssatz:

„Die Durchbohrung der Compacta an der Stelle des späteren Porus pneumaticus wird eingeleitet durch ein aktives Vordringen und Wuchern der fibrillären Substanz des hier mit dem Periost verschmolzenen Achselluftsackes."

Die weitere Entwickelung des Luftraumes erfolgt nach Wildermuth durch blindsackartige Entstülpung der Membrana pneumatica, wobei sie teils den vorhandenen Lücken und Gängen der Spongiosa folgt, teils das Knochengewebe zum Schwunde bringt.

Als Vorbedingung der Resorption des Knochenmarkes ist nach Wildermuth eine Ernährungsstörung anzunehmen, welche auf eine Verengerung des Canalis nutrit. basiert ist und teilweise zu einem Zwischenstadium führt, in welchem (Huhn) das Mark einen schleimig-flüssigen Charakter annimmt. Durch Eindringen des Luftsackes in den oberen Teil dés Knochens soll die obere Epiphyse beeinträchtigt und dadurch das Längenwachstum gestört werden (letzteres vielleicht zum Teil auch durch die Verkleinerung der Arteria nutritiva).

Noch sei hervorgehoben, dass Wildermuth beim Eindringen des Luftsackes in den Knochen im Mark, in der Peripherie des schon pneumatisierten Teiles, einen „hellen, beinahe weisslichen Hof" gefunden hat, „welcher scharf gegen die rotgelbe Farbe der übrigen Marksubstanz sich abhebt". Bei jungen, 2—3 Wochen alten Tauben fand er um den eindringenden Luftsack herum ein auffallend stark entwickeltes Gefässnetz, welches aber nur eine schmale Zone einnahm. Jene erwähnte „schleimige Metamorphose" des Markes fand er nur beim Huhn und auch hier durchaus nicht an allen Stellen, wo Mark verdrängt wird, denn gerade in der oberen Epiphyse finde man Stellen genug, wo ganz unverändertes Mark unmittelbar neben der Mucosa pneumatica liegt.

Das schleimige Gewebe, wo es vorkommt, lässt sich in Form einer sulzigen, durchsichtigen Gallerte aus den Nischen der Spongiosa ziehen. Als Grundsubstanz ergiebt sich bei mikroskopischer Untersuchung eine schleimige Substanz, welche teils völlig strukturlos erscheint, teils feine, schwach konturierte Fibrillen oder Falten aufweist. In diese Grundsubstanz sind zahlreiche Leukocyten und rote Blutkörperchen eingelagert.

„Es ist wohl nicht daran zu zweifeln, dass dieses Gewebe eine Umwandlung des Markes vor dessen völligem Untergang darstellt, welche wohl mit der . . . . . verminderten arteriellen Blutzufuhr im Zusammenhang steht. Der Umstand, dass diese

Zwischenstufe nur bei Hühnern vorkommt, wie es wenigstens nach meinen bisherigen Untersuchungen der Fall war, ist wohl so zu erklären, dass bei diesem Vogel die Pneumatisierung überhaupt langsamer und unvollständiger stattfindet, während bei anderen Tieren bei dem raschen Eindringen des Luftsackes das Mark ohne Übergangsstadium der Resorption anheimfällt."

Bei den zahlreichen Autoren, welche im Zusammenhang mit der Frage der Blutbildung das Knochenmark der Vögel untersucht haben, finden wir wohl genaue Angaben über die histologischen Verhältnisse des jungen Markes, aber nichts von Belang über die Veränderungen bei der Pneumatisation (s. Bizzozero e Torre, Bizzozero, Denys, Litt.-Verz. 6, 7 und 8). Von grösserem Interesse möchten höchstens sein die Mitteilungen von Bizzozero (1889) über eigentümliche Veränderungen der Fettzellen bei hungernden Tieren und über den Erguss (Effusion) einer gelatinösen durchsichtigen Substanz aus den Gefässen, bestimmt, das verschwundene Fett zu ersetzen.

Die Ergebnisse der Wildermuthschen Arbeit sind in mehrfacher Hinsicht nicht befriedigend: Was die Verengerung der Arteria nutritiva betrifft, so liegt ja der Einwand sozusagen auf der Hand, dass diese Erscheinung nicht primäre Ursache, sondern Begleiterscheinung resp. Folge der primär im Mark sich abspielenden Rückbildungsvorgänge ist. Dies ist eine viel einfachere Erklärung als die Annahme, dass genau zur Zeit der Bildung des Porus pneumaticus durch irgend einen durchaus rätselhaften Prozess im Umkreis des For. nutritivum Appositionsvorgänge eingeleitet werden, welche die Art. nutritiva, obschon sich in ihrem Ausbreitungsgebiet zunächst noch nichts verändert hat, räumlich einschränken und zur Verengerung zwingen. Es ist doch anzunehmen, dass die Grösse der Arterien sich nach dem Bedarf des Verzweigungsgebietes richtet und dass die pulsierende Arterie jederzeit im stande ist, sich ihre

Passage durch die Corticalis, soweit sie es braucht, offen zu erhalten.

Aber auch das Auftreten aktiver, geschwulstähnlicher Wucherungen der fibrillären Schicht der Luftsackwand an ihrer Verschmelzungsstelle mit dem Periost, welche sich in die Corticalis eingraben und sie durchbohren sollen, muss als ein im höchsten Grade rätselhafter Vorgang erscheinen. Was veranlasst diese plötzliche eigentümliche Wucherung, nur gerade an der Stelle des späteren Porus pneumaticus? Hier scheint vor allem eine genaue Nachprüfung des thatsächlichen Verhaltens dringend geboten zu sein, und falls wirklich derartige fibrilläre Wucherungen sich bilden, welche bis zum Mark vordringen, so verdient das ursächliche Moment genauer von allen Seiten geprüft zu werden. Auch die nachträgliche Aushöhlung dieser Bindegewebssprossen sowie das Vordringen des Luftraumes im Mark unter Schwund des letzteren erscheint nicht ohne weiteres selbstverständlich, insbesondere wenn nicht primäre Verengerung der Arteria nutrit. als „Ursache" angegeben werden darf. Diese Erscheinungen sind deshalb hinsichtlich des thatsächlichen Geschehens sowohl, als hinsichtlich des ursächlichen Zusammenhanges noch näheren Studiums bedürftig.

Auf Grund aller dieser Überlegungen hat mir Herr Professor Strasser vorgeschlagen, die histologischen Vorgänge bei der Pneumatisation der Knochen einer erneuten Untersuchung zu unterziehen. Die Untersuchung sollte sich ebenso wohl auf das erste Eindringen des Luftsackes in den Knochen und die Bildung der Pori pneumatici, als auf die weitere Ausbreitung der Lufträume im Knochen erstrecken. Doch fehlen uns heute zur vollen Erledigung der ersten Frage immer noch einige hierbei wichtige und sehr schnell vorübergehende Stadien, während für die Beurteilung des zweiten Vorganges unser Material vollkommen ausreicht. Auch liegt für die weitere Ausbreitung der Knochenlufträume die Frage nach dem ursächlichen Zusammen-

hang der Erscheinungen einfacher, so dass es möglich erscheint, hier zuerst Klarheit zu gewinnen und damit zugleich Wegleitung und Anhaltspunkt auch für die Ermittelung des kausalen Zusammenhanges beim zweiten Vorgang, der pneumatischen Durchbohrung der Corticalis. Deshalb beschränkt sich nun die folgende Darstellung auf die Vorgänge, welche sich im Knochen und speziell im Knochenmark abspielen, wenn einmal der Luftsack durch die Corticalis in die Markräume eingedrungen ist. Herr Professor Strasser behält sich vor, das Ergebnis der Untersuchungen über die Bildung der Pori pneumatici in einem besonderen zweiten Aufsatz zu veröffentlichen. Ich brauche wohl kaum erst noch hervorzuheben, welch weitgehender Anteil an den Beobachtungen und Schlussfolgerungen auch bei dem vorliegenden ersten Aufsatze meinem verehrten Lehrer zukommt. Wohl aber möchte ich ausdrücklich darauf hinweisen, dass auch die notwendige technische Vorarbeit ohne seine unermüdliche und aufopfernde Mithilfe nicht hätte zu Ende geführt werden können.

II. Material und Technik.

Bei meinen Untersuchungen habe ich mich wesentlich auf ein Objekt, die Taube, beschränkt und dafür an verschiedenen Knochen den Vorgang der Pneumatisation verfolgt. Es hat sich dies als sehr nützlich erwiesen, indem an verschiedenen Knochen verschiedene Verhältnisse im einzelnen vorliegen, während doch die speziellen Eigenschaften und Energien der Gewebe beim gleichen Tier überall so ziemlich dieselben sind. So ist es möglich, den gleichen Vorgang unter verschiedenen äusseren Modalitäten zu studieren.

Tauben werden ca. drei Wochen nach dem Ausschlüpfen flügge und werden bei uns gewöhnlich auf diesen Zeitpunkt und kurz vorher auf den Markt gebracht. Sie sind auf dieser Stufe, auf welcher gerade die Knochenpneumatisation (im Humerus

und Sternum) beginnt, leicht zu beschaffen. Für die älteren Stadien trat die Taubenzucht der Anatomie ergänzend ein. Insbesondere lieferte sie uns ältere Tiere, die so und so lange nach dem Flüggewerden getötet wurden.

Die grösste Sorgfalt wurde verwendet, um beim Herausschneiden der Knochen das Eindringen von Blut in die Lufträume am Knochen und in demselben zu verhindern. Das Tier wurde durch Dekapitation getötet, die Haut von Brust und Rücken, Schulter, Oberarm und Oberschenkel entfernt, das Schulterblatt vom Rumpf abgelöst, und, indem wir bei nach oben gewendeter Brustseite des Tieres vorn zu schneiden begannen, wurde der ganze für die Lokomotion besonders wichtige Komplex: Flügel, Schultergürtel und Brustbein mit den zugehörigen Muskeln, sowie mit Herz und Herzbeutel vom Rest getrennt — wobei die Achselarterie, sowie die Rippen (letztere ungefähr an der Knickungsstelle) getrennt werden mussten. Dabei entbluteten sich die Brustmuskeln in genügender Weise, und bei nachträglicher Entfernung derselben war weder Verunreinigung des Humerus, noch des Sternum und Coracoides mit Blut zu befürchten.

Beim Herausschneiden des Humerus wurde darauf gesehen, dass die in der gleich zu besprechenden Nische um den Porus pneumaticus herum eindringenden Muskeln im Niveau der Ränder dieser Nische möglichst glatt und ohne Zerrung durchgeschnitten wurden.

Die Entfernung der Brustmuskeln beginnt man am besten an der Pektoraltasche des Achselluftsackes.

Indem Herz und Herzbeutel zunächst in Verbindung mit dem Brustbein gelassen sind, gelingt es, das Verhalten der zwischen Sternalrippen, Brustbeinrand und Coracoid einerseits, Herzbeutel andererseits vordringenden Lufträume genauer zu studieren und sodann das Herz, ohne Verletzung der am Knochen

selbst gelegenen Lufträume und der dort sich ansetzenden Membranen (Pericardium parietale etc.) zu entfernen. —

Scapula und Furcula wurden meist entfernt, das Coracoid nach Studium der Topographie an der Oberseite seiner Verbindung mit dem Sternum abgeschnitten, das Sternum gewöhnlich in drei Längsstücke geteilt (nach der Entkalkung) und von allen drei Stücken teils sagittale, teils quere, von den Seitenteilen auch der Fläche nach geschnittene Schnittserien angefertigt. Vom Humerus und Coracoid fertigten wir Längsschnitte verschiedener Richtung, vorzugsweise entsprechend der Eindringungsrichtung des Porus pneumaticus, vom Humeruskopf auch Querschnitte. Um Übersichtspräparate zu erhalten, wurde die vordere Hälfte des Sternum mit den hinteren Hälften der Coracoide und den Sternalrippen im Zusammenhang gelassen und später in sagittaler oder querer Richtung geschnitten, zusammen mit den Vertebralrippen und der Wirbelsäule. Gelegentlich wurde auch eine Lunge mit der benachbarten Wirbelsäule in eine Schnittserie zerlegt.

Die Entkalkung, die Zerlegung in Schnittserien und die nachträgliche Färbung der Schnitte hat mir ungewöhnlich viel Schwierigkeiten verursacht, zu deren Überwindung viel Zeit und Geduld notwendig war.

Wir haben vorzugsweise mit Alkohol 90 + Formalin 10 fixiert und mit 5%iger Salpetersäure entkalkt. Dabei ergab es sich, dass es wichtig ist, schon bei Beginn dieser Prozedur auf irgend eine Weise für möglichste Verdrängung der Luft aus den Knochen zu sorgen. Verschiedene Kunstgriffe können hier dienlich sein, insbesondere die Eröffnung grösserer Lufthöhlen, so dass beim Untertauchen der Knochen in die Flüssigkeit die Luft in Blasen heraustreten kann. Zum mindesten müssen die Knochen alsbald nach der Entkalkung so weitgehend als möglich zerlegt werden.

Es folgt: Auswaschen der Säure in destilliertem Wasser. Weiter: Alkohol von steigender Konzentration. Einbettung; für diese ist möglichst weitgehende Zerlegung besonders wichtig, damit die Einbettungsmasse von allen Seiten Zutritt hat.

Verwendet wurde sowohl Celloidin als Paraffineinbettung. Letztere ist für Knochen angeblich ganz unbrauchbar. Wirklich hatte ich damit anfangs immer Misserfolg, wir erzielten aber schliesslich auch mit ihr ganz gute Resultate. Dies gilt vorläufig nur für das von uns in Frage kommende Objekt, nämlich für Knochen (auch Humerus, Femur) halbwüchsiger und erwachsener Tauben und darf zunächst auf grössere und kompaktere Knochen nicht verallgemeinert übertragen werden.

Auch für die Paraffineinbettung müssen die entkalkten Knochen weitgehend zerschnitten sein, es geschieht dies am besten in der Richtung der gewünschten Schnittebene, z. B. bei Längsschnitten durch den Humerus durch Längsspaltung. Die Objekte kommen hiebei aus absolutem (oder auch nur 95 %igen) Alkohol in Karbolxylol und nach völliger Aufhellung in Xylol, weiter in Xylolparaffin, 24 Stunden und mehr auf dem Brutofen; sodann in reines Paraffin, 6—12 Stunden im Brutofen. Es folgt:

Wechseln des Paraffins; nach 1/4 Stunde:

Erstarrenlassen (fingerhoch mit Paraffin bedeckt) in einem Blechgefäss, das auf kaltem Wasser schwimmt;

Schneiden;

Aufkleben der Schnitte mit sehr dünner Schicht Strasserscher Klebemasse (Collod. duplex + Ricinusöl ana) auf reines Glas;

Xylol;

90 %iger Alkohol mit Chloroform;

verdünnte Hämalaunlösung;

Waschen in destilliertem Wasser; 90%iger Alkohol; Karbolxylol, dem Kreosoteosin zugesetzt ist; Xylol;	dazwischen jeweilen abtrocknen mit Filtrierpapier;

Kanadabalsam, Deckglas.

Die Schnitte können auch auf Naturpauspapier geklebt und in vollständig analoger Weise nachbehandelt werden bis zum Einlegen der gefärbten Schnitte in Xylol.

Eine besondere Vorbehandlung des Papiers, um seine Färbbarkeit herabzusetzen (vgl. Nr. 9 des Litteraturverzeichnisses) war nicht notwendig.

Nach dem Xylol werden die Bänder, mit den Schnitten nach unten, auf Glas, das mit einer Mischung von 1 Volumteil Damarharz (Damarharz 3 und Xylol 2) mit $^1/_5$ Volumteil gesättigter Guttapercha-Schwefelkohlenstofflösung dick bestrichen ist. Man lässt

1 Tag am Fenster, 1 Tag im warmen Ofen trocken;

Abziehen des Papierbandes vom Glas auf der heissen Metallplatte, Überstreichen der Schnittseite mit verdünnter Harzguttaperchalösung;

Trocknen auf dem Nagelbrett;

Aufheben zwischen Filtrierpapier.

Nachträgliches Abklatschen beliebiger, herausgeschnittener Schnitte von der Papierunterlage auf Glas ist jederzeit möglich.

Dabei verfährt Strasser neuerdings folgendermassen:

Auflösen des Harzes in Xylol oder Chloroform.

Abtrocknen des Papierstückes mit Filtrierpapier.

Aufkleben der Platte, mit dem Schnitt nach unten, auf den Objektträger, welcher mit einer ziemlich dickflüssigen Lösung von Kautschuk in Xylol-Chloroform bestrichen ist. (Die Platte muss sorgfältig aufgepresst werden, solange die Klebeschicht noch feucht ist.)

Sofortiges Einlegen in ein Acetonbad. Nach einigen Minuten lässt sich das Papier abziehen, während der Schnitt auf dem Objektträger zurückbleibt.

Man nimmt den Objektträger aus dem Bad, lässt das Aceton etwas abdunsten und übergiesst mit Kollodium, oder überstreicht mit Strasserscher Klebemasse.

Einlegen in ein Bad von Karbolxylol + Chloroform 1/4 Stunde

Kanadabalsam (Deckglas).

Verfahren bei Celloidineinbettung.

Auch dieses schildere ich nach den von H. Prof. Strasser speziell für vorliegende Zwecke ausprobierten Verfahren:

Vorbedingung zum Gelingen ist auch hier möglichst weitgehende Zerschneidung der Stücke, so dass das Celloidin in die zuvor mit Luft erfüllten Höhlen zutreten kann.

Aus absolutem Alkohol kommen die Stücke in dünnes Celloidin und dann in dickerflüssiges, in welchem sie wochenlang, unter Verschluss, verbleiben. In kleiner Photographenschale wird eingebettet: Man legt in diese Schale ein Papierkästchen. Man kann nun eine Mehrzahl von Objekten, z. B. alle Stücke eines Humerus oder Sternum, nebeneinander in genügenden Abständen hineinlegen, eventuell jedes Stück auf ein mit einer Nummer bezeichnetes Papierchen. Übergiessen mit dickflüssigem Celloidin. Die Schale wird sodann nicht ganz luftdicht bedeckt, so dass allmähliche Erstarrung fast ohne Krustenbildung stattfindet. Sobald eine Kruste sich bilden will, oder die Objekte aus der sich zusammenziehenden Masse aufzutauchen beginnen, erfolgt Nachgiessen von Celloidin. Erst wenn alles gleichmässig durch und durch bis zur Schneidbarkeit erstarrt ist und die Objekte dabei genügend dick bedeckt sind, wird das ganze Papierkästchen mit Inhalt in 85%igen Alkohol zur völligen gleichmässigen Erhärtung eingesetzt und nach Zerschneidung im Blöcke weiter in dieser Flüssigkeit belassen. Bei Gelegenheit kann man die Blöcke zurechtschneiden, abtrocknen und

mit ganz dickflüssigem Celloidin auf eine Schiefer- oder Stabilitplatte aufkleben. Erstarrenlassen der Klebemasse an der Luft, Wiedereinlegen des Ganzen in Alkohol von 85%.

Zum Schneiden wurde das gewöhnliche Paraffin-Mikrotom mit Objekttisch (nicht Klammer) und breitem Strasserschen Messer und Messerhalter benutzt.

Die Schieferplatte des Blockes wird unten abgetrocknet und mit heissem Spatel und Paraffin auf den Objekttisch aufgeklebt; nach wenigen Minuten kann geschnitten werden; bei Unterbrechung der Arbeit wird das Objekt mit der Stabilitplatte vom Objekttisch abgelöst und wieder in Alkohol von 85% verbracht.

Wir schnitten trocken, d. h. ohne wiederholte Befeuchtung des Blockes oder des Messers.

Die Weiterbehandlung der auf Glas oder Papier aufgeklebten Celloidin-Schnitte geschieht ganz so wie bei den Paraffinschnitten, nur dass sie zuerst statt in Xylol in Karbolxylol und von da in 90%igen Alkohol kommen. Das Übertragen der Schnitte von der Papierunterlage auf eine Glasunterlage kann ganz wie bei Paraffinschnitten geschehen.

Doch giebt es für die Celloidinschnitte ein noch einfacheres Abklatschverfahren. Man entfernt im Xylolbad das Herz, trocknet die Platte gut ab und klebt sie, den Schnitt nach unten, auf den mit Strasserscher Klebemasse bestrichenen Objektträger. Das Ganze wird sofort in ein Bad von Karbolxylol gebracht. Nach Erstarrung der Klebeschicht trocknet man wieder ab und bringt nun den Objektträger ins Acetonbad, aber nur für eine halbe, längstens eine Minute. Man kann nun das Papier vom Schnitt abziehen, lässt abdunsten, überstreicht allenfalls noch mit Klebemasse und bringt den Objektträger auf einige Zeit ins Karbolxylolbad. Xylol, Kanadabalsam, Deckglas.

Es hat sich selbst für unsere relativ kleinen Objekte, wo sofortiges Montieren aller Schnitte auf Glas sich allenfalls durchführen lässt, das Aufkleben der Schnitte auf Papier doch als

ein besonderer Vorteil erwiesen, und zwar ganz besonders im Beginn der Arbeit, bis die besonders wichtigen und brauchbaren Färbungen, Schnittführungen, die günstigen Objekte und Objektstellen gefunden sind, und bis die erste topographische Übersicht gewonnen ist. Handelt es sich dann aber um die feine histologische Untersuchung bestimmter, bekannter, eigens ausgesuchter Objekte und Objektstellen mit erprobten Färbungsmethoden, dann wurden mit Vorteil von vorne herein alle Schnitte direkt auf Glas montiert.

III. Die Pneumatisation des Knochenmarkes.

a) Sternum.

Als erstes Objekt der Besprechung wählen wir Sagittalschnitte durch die Crista sterni einer halbwüchsigen Taube.

Die Verhältnisse bei der Pneumatisation des vorderen Teiles der Crista sterni sind dadurch ausgezeichnet, dass die Pneumatisation hier in der gleichen Richtung gegen die Ossifikationsgrenze vorschreitet, wie die Markraumbildung in dem Knorpel. An Veränderungen, wie sie bei der normalen Ossifikation im Mark aufeinander folgen, schliesst sich als letzte die Pneumatisation und an eine Reihe von Zonen, wie man sie bei der normalen Ossifikation vom Knorpel nach der Diaphyse hin unterscheiden kann, schliesst sich die Zone des vom Luftsack beeinflussten Markes und dann die Zone der Luftendgänge selbst. Das Mark neben den Luftgängen ist hier dasjenige, welches am frühesten gebildet war und am weitesten verändert ist.

Zu diesem denkbar einfachsten Verhalten kommt noch, dass an der Crista sterni während längerer Zeit der Abstand zwischen den Luftgangenden und den Gefässsprossen ein sehr beträchtlicher ist, so dass auf jedes Stadium der Markumbildung eine relativ breite Zone entfällt. So übersichtlich, einheitlich und klar liegen eben die Dinge nicht überall. An Längsschnitten



Verbindungsleiste

Nische

*

Gelenkteil

Fig. 12.

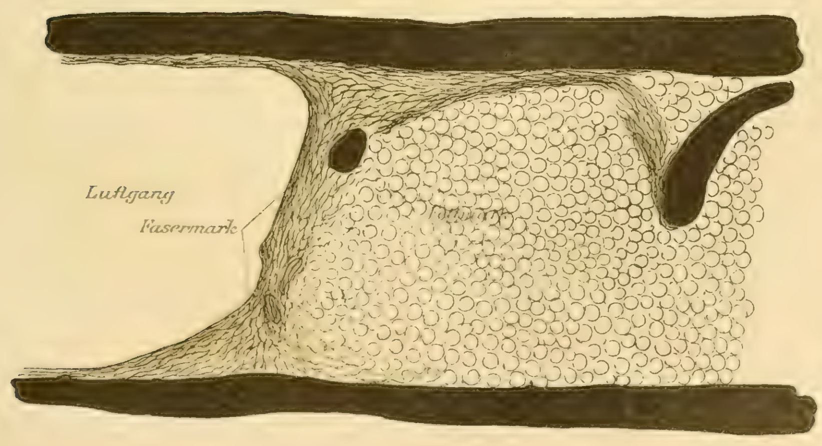


Fig. 3.





Fig. 4



durch die Crista sterni lässt sich das Vordringen der Lufträume in besonders schöner Weise verfolgen. (Fig. 1 a und 1 b.) Da die Crista als Knorpelleiste angelegt ist und an ihrem ganzen Rand lange Zeit knorpelig bleibt und Knorpelwachstum zeigt, während von der Basis aus die Markraumbildung und endochondrale Verknöcherung in den Knorpel hinein vordringt, und da auch die Pneumatisation von der Basis her erfolgt — der Porus pneumaticus bildet sich an der Oberseite des Sternum in der Mittellinie nah hinter dem vorderen Sternalrand —, so schreitet die Pneumatisation wirklich annähernd in ähnlicher Richtung vor, wie die Ossifikation, wenigstens im vordersten Teil der Crista. Auf den fötalen Knorpel folgt basalwärts verkalkter Knorpel: bis an seine äussere Grenze dringen die Marksprossen vor, welche an ihren freien Enden nichts sind als Bluträume und nur ein schlingenförmig gebogenes Endothelrohr, das strotzend voll mit Blutkörperchen gefüllt ist, enthalten. Sind diese Mark- (oder Gefäss-)sprossen durch Scheidewände von verkalktem Knorpel vollständig voneinander getrennt, Scheidewände, die bekanntlich beim Vogelknochen relativ dick sind und mehrere Zellen in der Dicke enthalten, so erweitern sich und anastomosieren die Markräume weiter basalwärts; die Knorpelscheidewände zwischen ihnen sind an vielen Stellen verdünnt und durchbrochen und von einer gewissen Entfernung vom Ende der Marksprossen an auch mit Knochensubstanz bekleidet. Nach der Basis zu werden die Markräume immer weiter und unregelmässiger. Die anfangs parallel und senkrecht zur Ossifikationszone laufenden endochondralen Balken nehmen basalwärts an Zahl ab und erscheinen in Gestalt und Richtung umgemodelt, während zugleich die in ihnen eingeschlossenen Knorpelreste in der bekannten Weise und aus bekannter Ursache mit der Entfernung vom Ende der Marksprossen in immer schmäleren und in immer mehr unregelmässig durchbrochenen Lagen auftreten, um schliesslich ganz zu fehlen.

Diese endochondralen Längsbalken haben zunächst dem fötalen Knochen den gleichen Abstand voneinander, wie die Mittellinien der Markssprossen; weiter basal aber zeigen sie den doppelten, ja den dreifachen Abstand. Ungefähr da, wo letzteres der Fall ist, finde ich an noch nicht ausgewachsenen Tauben die am meisten vorgedrungenen Endgänge der pneumatischen Räume. Indem diese pneumatischen Endgänge sozusagen den ganzen Zwischenraum zwischen den benachbarten Knochenbalken einnehmen, haben sie eine Weite, welche (im Schnittbild) 3—4 nebeneinander liegende Markssprossen und die dazwischen liegenden Knorpelscheidewände aufnehmen könnte. Ihre Enden dringen in schön gerundeten Gewölben gegen das Mark vor.

Fig. 1 a u. 1 b sind nach einem sagittalen Längsschnitt durch den vorderen Rand der Crista sterni gezeichnet. Fig. 1 a zeigt die Gefässsprossen; Fig. 1 b die pneumatischen Endgänge. Eine ungefähr ebenso breite Zone wie die in Fig. 1 a und 1 b dargestellten, liegt zwischen beiden; der ganze Abstand zwischen den Enden der Lufträume und den Enden der Gefässprossen betrug bei dem Präparat ungefähr 1,5—2 cm.

Man erkennt aus Fig. 1 b, dass die pneumatischen Endgänge relativ weit, ihre Endgewölbe glatt und weit gerundet sind.

Auch schon ganz in der Nähe der freien Endgewölbe findet sich zwischen dem Luftgang und dem Knochen nur eine ganz dünne Lage von feinfaserigem Markgewebe. Wildermuth hat nachgewiesen, dass die pneumatischen Höhlen im Knochen überall mit einem zarten Endothel ausgekleidet sind. Dieses Epithel hatte auch schon Strasser im Verlaufe seiner Untersuchungen über die Luftsäcke der Vögel gefunden. Es liegen mir seine diesbezüglichen genauen Zeichnungen vor. An ihnen sind auch die eigentümlichen Schaltelemente zu sehen, welche zwischen die grossen Epithelplatten eingeschaltet sind, und

welche von Wildermuth als junge, die Flächenvergrösserung vermittelnde Zellen angesehen werden.

Wildermuth beschreibt eine Mucosa pneumatica, welche aus dem Epithel und einer besonderen Bindegewebsschicht mit reichlichem Kapillarnetz besteht. Aus den jungen eben gebildeten Luftgängen der Substantia spongiosa kann von einer solchen besonderen Grundschicht einer Mucosa pneumatica keine Rede sein und es stellt das Epithel die einzige besondere Wandbegrenzung des Luftraumes gegen das zwischen diesem und der Knochenoberfläche liegende einheitliche feinfaserige Markgewebe dar. Gefässe und namentlich Kapillaren sind hier auffallend spärlich. Von irgend einer Bedeutung der Lufträume im Knochen für die Atmung, wie sie von vielen Autoren und auch von Wildermuth noch als möglich angenommen wird, kann schon deshalb keine Rede sein.

In der Wand der grossen einheitlichen Lufthöhle des ganz lufthohl gewordenen Humerus liegt allerdings ein ziemlich dichtes Netz kleiner Gefässe, wie ich aus einer darauf bezüglichen Zeichnung von Prof. Strasser (Flächenabbildung der vom Knochen abgezogenen inneren Weichteilbekleidung) ersehe, aber es handelt sich dabei nur zum kleinsten Teil um Kapillaren und auf keinen Fall um ein Kapillarnetz, das irgendwie für die Respiration in Betracht kommen könnte.

Von ganz besonderem Interesse ist nun die Beschaffenheit des Markes über den Enden der Lufträume. Es unterliegt keinem Zweifel, dass in diesem Mark Vorgänge sich abspielen müssen, welche zu einem allmählichen Weitervordringen der Lufträume gegen den Rand der Crista sterni hin führen. —

Beginnen wir mit der genauen Schilderung des Markes, an der Stelle, wo die parallelen Markssprossen in den eben erst verkalkten Knorpel einbrechen. Die in den Knorpel hineingegrabenen Gänge erscheinen vollständig von Blutkörperchen, und zwar wesentlich von roten Blutkörperchen ausgefüllt. Spuren

eines Endothels sind mit Sicherheit auch an den äussersten Enden zu erkennen. Auf den ersten Blick glaubt man ein blind endigendes, einfaches Gefässrohr, gleichsam ein blindes Gefässdivertikel vor sich zu haben. Doch zeigt genauere Untersuchung, dass es sich um 2 eng aneinanderliegende Ströme von roten Blutkörperchen handelt, die an der Spitze ineinander übergehen; es handelt sich um eine eng zusammengelegte Kapillarschlinge, deren Wand sich mitunter verfolgen lässt; der eine Schenkel ist dabei merklich dünner als der andere. Schon in geringerer Entfernung vom Ende der Gefässsprossen tritt dann zwischen der grossen venösen Kapillare und dem Knorpel eine schmale Schicht von zartem kernreichen Bindegewebe auf, und alsbald beginnt dann auch schon die Auflagerung von Knochensubstanz auf die Knorpeloberfläche. — Das Markgewebe in der Umgebung der grossen venösen Kapillaren erscheint mehr oder weniger deutlich der Gefässoberfläche und Knochenoberfläche entlang streifig, mit entsprechender Orientierung der zarten Balken und Membranen und der Zellen; das Gewebe ist kernreich. Eine deutlich epithelartig angeordnete Osteoblastenlage ist aber hier noch nicht nachweisbar; in grösseren Markräumen finde ich dann aber stellenweise einen mitunter mehrschichtigen Belag etwas abgeplatteter Osteoblasten. Werden nun nach der Tiefe zu die Markräume weiter und unregelmässiger, so finden wir oft 2 und dann auch mehrere weite venöse Kapillaren nebeneinander, bald quer, bald längs getroffen, auch mit in der Schnittrichtung verlaufenden Querverbindungen; und in den von diesem weiten, venösen Kapillarnetz frei gelassenen Markbezirken zeigt sich nun eine reichliche Anhäufung von Rundzellen. Indem sich im Schnitt das Gewebe neben den Gefässen vor und hinter dem seitlichen Gefässrand keilartig überschiebt, so ist oft der Eindruck erweckt, als ob reichliche Rundzellen im Innern des Gefässraumes peripher gelegen sind; wo aber auf das Endothel des optischen oder wirklichen axialen Längs-

schnittes der Gefässwand genau eingestellt wird, überzeugt man sich, dass nur vereinzelt einwärts von demselben im Gefässlumen Rundzellen angelagert sind.

Nach der Tiefe zu wird nun das Netz der venösen Gefässe unregelmässiger, neben venösen grösseren Gefässen, die eher weiter sind, als diejenigen in der Nähe des fötalen Knorpels, finden sich zahlreiche engere Lumina und zwar gerade da, wo die stärkste Anhäufung von Rundzellen vorhanden ist; im Bereich des Rundzellenmarkes aber treten allmählich zunächst kleine, dann immer grössere, meist reihenweise geordnete Fettzellen auf.

Und nun werden nach der Tiefe zu die grösseren Gefässlumina auf einmal seltener und das aus einem engen Netz engerer venöser Kapillaren und aus Rundzellenmark gebildete Gewebe mit Fettzellen (und lakunären Lymphbahnen) fängt an, sich auf die zentralen oder axialen Teile der Markräume zurückzuziehen, während peripher, zwischen ihm und dem Knochen ein durchsichtigeres, homogeneres, zartstreifiges, feinfaseriges, mit seinen Fasern der Knochenoberfläche ziemlich parallel laufendes Bindegewebe ohne Blutgefässe, Rundzellen und Fettzellen in immer breiterer Zone eingeschoben ist. (Fig. 1 b.)

Etwa 2 Markraumbreiten von den Enden der Luftgänge entfernt zeigt die centrale Partie der Markräume noch überall ein dichtes Netz scharf begrenzter, ziemlich enger, venöser Kapillaren und in den Zwischenräumen grössere oder kleinere Fettzellen, oft in deutlichen Reihen. — Das übrigbleibende Zwischengewebe ist dicht mit Rundzellen infiltriert. Dann aber geht nach den Lufträumen hin eine rasche Veränderung vor sich. Die Kapillaren werden enger, ihre Begrenzung wird undeutlicher, unregelmässiger; man glaubt nur noch undeutlich begrenzte Haufen und Ströme von Blutzellen vor sich zu haben, die immer spärlicher und unanschaulicher werden, und dann fehlt auf einmal jede Spur von Gefässen; auch die Fettzellen werden kleiner und verschwinden. Die Rundzelleninfil-

tration des Gewebes ist zunächst noch durch Anhäufungen von Blutzellen, spaltartige Reste von Gefässen und Reste von Fettzellen undeutlich abgeteilt, und wie aus diffus begrenzten Rundzellhaufen zusammengesetzt. Nach der Peripherie aber und gegen die Lufträume hin wird die Rundzelleninfiltration gleichartiger, und indem die Rundzellen ganz allmählich an Zahl abnehmen, geht das Gewebe ganz allmählich in das rundzellenarme, helle, feinfaserige, fast gallertartige Bindegewebe über, das die peripheren Teile der Markräume und über den Enden der Luftgänge immer mehr die ganze Breite derselben einnimmt. Nur über den Mitten der Luftsackgewölbe setzt sich meist die dunkle, Blutgefäss- und Fettzellen freie Rundzelleninfiltration bis nahe an das Ende eines Luftganges oder bis unmittelbar an sein Endgewölbe fort. Es zeigt ferner das bindegewebige Stroma unmittelbar über den Endgewölben der Luftgänge in einem Bezirk, dessen grösste Tiefe kaum diejenige der Breite des Endgewölbes der Luftgänge erreicht, eine offenbar durch die Nachbarschaft des Luftganges modifizierte Faseranordnung. Während mehr in der Tiefe die Fasern des feinfaserigen Markes vorzugsweise längs den knöchernen Wänden der Markräume und im Verlauf gegen die Luftgänge auch etwas von den axialen Teilen der Markräume nach der Peripherie hinziehen, verlaufen dieselben unmittelbar über den Endgewölben von den axialen Teilen aus mehr und mehr quer zum Markraum und konzentrisch zum Endgewölbe des Luftganges. Es unterliegt keinem Zweifel, dass sich hier entweder vom Luftgang her eine zusammenschiebende Druckeinwirkung geltend macht, oder, was uns viel wahrscheinlicher erscheint: es äussert sich hier die Schrumpfungstendenz des Markes auf die vom Luftraum freigelegten, ihrer direkten Verbindung mit einer Knochenwand beraubten, nur seitlich rings am Knochen befestigten Gewebsschichten als Zug von der Markseite her. Jene konzentrischen Fasern

bilden gewissermassen kuppelförmige Lamellen, welche dem Zug des Markes Widerstand leisten, ihn auf die Seitenteile der Luftgänge, auf den Knochen übertragen; sie sind einem Fasciengewölbe vergleichbar; sie stellen eine vorübergehende funktionelle Struktur dar, ebenso wie die ausschliessende Schräg- und Längsfaserung des feinfibrillären Gewebes. Diese Struktur ist erst entstanden mit dem Eintreten des Luftsackes in den Markraum. Da die Lufträume successive weiter eindringen, so kann der quere Zusammenhang der Gewölbefasern in der Mitte des Markraumes, über den Scheiteln der Luftgänge kein genügend gefestigter sein. Es dehnt und löst sich offenbar am Luftgangsscheitel, mit dem Vordringen desselben fortschreitend, Schicht für Schicht, wobei dann jeweilen die folgenden Schichten stärker gewölbeartig gespannt und vielleicht auch vorübergehend der Quere nach etwas gefestigt werden. Die Seitenschenkel der in der Mitte gedehnten und gerissenen Gewölbefasern verlieren, zur Seite weichend, ihre Spannung. Es lässt zugleich aber auch die Kraft nach, welche sie von den nächstfolgenden Fasern luftsackwärts abgehoben hielt; so können sie sich den nächstfolgenden, noch gespannten Gewölbefasern nach der Seite zu anlegen, wobei die Gewebslücken dazwischen verschwinden; es scheinen aber auch infolge der Verminderung der mechanischen Zug-Beanspruchung die Fasern selbst sich zu verdünnen und allmählich zu schwinden.

Es verliert also das Grundgewebe des Markes nach Massgabe seiner Blosslegung durch den Luftsack seinen Halt am Knochen und sinkt nach der Tiefe zusammen, bis die Querspannung des Fasergewölbes dieser Bewegung ein vorläufiges Ziel setzt.

Das Zusammensinken des Markes beruht wohl in allererster Linie auf der Verengerung der bis jetzt weit und gleichmässig ausgespannten venösen Kapillaren; auch Saftlücken mögen sich schliessen. Dabei wird also die zugehörige bindegewebige Grund-

lage des Markes gezwungen, sich in bestimmter Zugrichtung einseitig stärker zu spannen: am Scheitel des Luftganges der Quere nach, von hier aus und von den seitlichen Knochenwänden her nach den tieferen Teilen des Markes hin in schräg und längs zum Markraum gerichteten Linien; Entspannung und Zusammensinken findet umgekehrt statt in Trajektorien, welche vom Scheitelgewölbe des Luftraumes aus mehr oder weniger radiär markwärts und zum Knochen in die Tiefe gehen. Diese doppelte Wirkung kann sich in der Peripherie des Markraumes eine ziemliche Strecke weit aufwärts ins Mark hinein geltend machen, bis zu Stellen, wo das Gewebe in den axialen Teilen des Markraumes noch ziemlich gleichmässig nach allen Richtungen, wenn auch nicht so stark wie zuvor, angespannt ist.

Die Spannungszunahme der Fasern und Lamellen wächst gegen den Rand des Luftsackgewölbes und gegen den Knochen hin; unter der Mitte des Luftsackgewölbes wird sie nach der Tiefe zu rasch und in einem sich verbreiternden Gebiete kleiner und kleiner. Das Einsinken des Markes aber und die in den entsprechenden Trajektorien stattfindende Entspannung der Fasern und Lamellen ist unter den Seitenteilen des Luftsackgewölbes zwar absolut geringer, als unter der Mitte, relativ aber, pro Mascheneinheit, nimmt sie nach der Seite zu, da sie sich hier auf kürzere Gewebsstrecken verteilt. Unter der Mitte des Luftsackgewölbes müssen demnach die Lamellen und Maschenwände gleichmässiger in allen Richtungen gespannt bleiben, während sich seitlich gegen den Knochen hin Spannungszunahme in der einen Richtung und Spannungsabnahme in der Richtung senkrecht dazu geltend macht. Es scheint uns nun, dass gerade mit dem Aufhören der gleichmässigen Ausspannung des Markes auch die notwendigen Bedingungen für den Bestand der Fett-(und Rund-)Zellen und auch der weiten venösen Kapillaren verloren gehen. Es schliesst sich an die erste Verengerung der Kapillaren eine wirkliche Rückbildung derselben, zu-

gleich aber auch eine Rückbildung der Rundzellen und des Fettgewebes an, und zwar beginnt dieser Prozess seitlich, in der Nähe des Knochens.

Nach Massgabe, wie auf diese Weise das Knochenmark an Volum noch weiter abnimmt und schrumpft, wölbt sich der Luftsack nun auch wieder tiefer ins Mark ein, indem nämlich das Gewebe über den Luftgangenden, das seine direkte Anheftung am Knochen verloren hat, nicht imstande ist, allein durch seine Querspannung und seitliche Verbindung mit dem Knochen dem Zug des Markgewebes auf die Dauer Widerstand zu leisten, und zur Seite auseinander weicht. Der Markraum rückt vor, und zugleich macht sich die veränderte mechanische Inanspruchnahme des Markes fortschreitend in grössere Tiefe hinein geltend.

Man kann sagen, das Mark spaltet sich über dem vorrückenden Luftgang weiter und weiter der Quere nach, nachdem es jeweilen zuvor in beschränktem Masse unter Anspannung der zum Rande des Luftsackgewölbes und zum Knochen verlaufenden Fasern geschrumpft und eingesunken ist, weiterhin, seitlich beginnend, seine venösen Kapillaren und auch fast vollständig seine Rundzellen verloren hat und in einseitig auf Zug beanspruchtes feinfaseriges Gewebe umgewandelt worden ist.

Die der Quere nach auseinandergerissenen Teile werden nicht bloss vollständig entspannt, verlieren ihre Saftlücken und schliessen sich seitlich an die folgenden, noch gespannten Teile, sondern sie scheinen sich rasch rückzubilden. Man darf nicht annehmen, dass die das Vorrücken der Luftgänge erklärende Schrumpfungsverschiebung der Gewebeteile in der Längsrichtung der Markräume in der ganzen Länge der letzteren stattfindet: es scheint uns vielmehr, dass eine wirkliche Längsverschiebung nur jeweilen in der Nähe der Endgewölbe der Luftgänge, unmittelbar markwärts davon stattfindet. Zur Seite der Luftgänge aber weicht das Gewebe, indem sich das Endgewölbe des Luft-

ganges durch dasselbe hindurch weiterschiebt, wesentlich nur zur Seite aus, und da neben den Luftgängen schon ganz nahe dem Ende des Luftganges nur noch ganz minimale Schichten von weichem Gewebe am Knochen zu finden sind, so kann mit Sicherheit geschlossen werden, dass der entspannte, auseinandergerissene und gespaltene Teil des feinfaserigen Markes um die Endgewölbe der Luftgänge herum sehr rasch und in sehr weitgehendem Masse der Resorption anheimfällt. —

Es ist klar, dass, wie oben schon besprochen wurde, die bereits erfolgte Verschiebung des Markgewebes in der Längsrichtung der Markräume das absolute Maximum ihres Betrages am Scheitel des Luftgewölbes haben muss. Unmittelbar an der Knochenoberfläche ist sie offenbar überall $= 0$. In der Achse der Markräume nimmt der Betrag der bereits effektuierten Schrumpfungsverschiebung von den Luftgängen nach der Tiefe des Markes hin allmählich ab, um schliesslich $= 0$ zu werden. Doch kann sie bis in eine erhebliche Tiefe hinein bemerkbar sein. Da, wo die venösen Kapillaren noch nicht verengt sind, hat offenbar noch keine axiale Verschiebung stattgefunden. So weit umgekehrt jene Veränderung an den Blutkapillaren bemerkbar ist, muss auch eine Verschiebung des axialen Markgewebes gegen den Knorpel hin stattgefunden haben und müssen von den verschobenen Teilen zum Knochen hin verlaufende Fasern des Grundgewebes knorpelwärts umgelegt, aufeinander und auf die Knochenwand niedergelegt und zugleich gedehnt und gespannt worden sein. Die einseitige Zugbeanspruchung in der einen Markfaserung und die seitliche Zusammenschiebung in der dazu senkrechten Richtung, womit eine entsprechende Verzerrung der Gewebsmaschen verbunden ist, begünstigt wohl den Schwund des Fettes und die Rückbildung des weiten Kapillarnetzes. Sie muss ihr Maximum an der Knochenoberfläche haben und hier wird es daher am ersten zum vollkommenen Schwund des Fettes, der venösen Kapillaren und der Rundzelleninfiltration

und zur Ausbildung eines rein faserigen Bindegewebes kommen. Und so wird verständlich, dass dieses feinfaserige Gewebe, unter allmählicher Einengung auf eine immer schmälere periphere Zone, fast ebensoweit in die Tiefe reicht, als die Schrumpfung und Schrumpfungsverschiebung sich überhaupt in den Markräumen geltend macht. Man versteht, dass das feinfaserige Mark, wenn wir die Markräume vom Randknorpel gegen die Basis hin verfolgen, zuinnerst nur an der Peripherie, zunächst dem Knochen auftritt, um luftsackwärts allmählich mehr und mehr gegen die Achse der Markräume sich auszubreiten. —

Das Vorhandensein der feinfaserigen Markzone in der unmittelbaren Nachbarschaft des Luftraumes und ihr genaueres Verhalten giebt, gemäss der obigen Darlegung, einen wichtigen Fingerzeig bezüglich der bei der Pneumatisation des Markes wirkenden Kräfte.

Von einer besonderen geweblichen Tätigkeit der Luftsackwand für die Verdrängung oder Resorption des Markes kann keine Rede sein. Weder finden sich besondere Zellen in der Nähe des Luftsackepithels, denen eine solche Wirkung zugeschrieben werden könnte, noch ist eine besondere resorbierende Gefässschicht vorhanden. Auch kann an eine irgendwie erhebliche aktive Mitwirkung des Luftsackepithels nicht gedacht werden und ebensowenig an eine besondere chemische oder austrocknende Wirkung der Luft des Luftraumes; denn in den letztgenannten Fällen müsste ja die Wirkung sich überall so ziemlich gleich weit in die Tiefe des Markes erstrecken und wäre es vollständig unverständlich, warum die feinfaserige Umwandlung des Markes an den Seiten der Markräume, dem Knochen entlang, weiter in die Tiefe greift. So bleibt denn in der That kaum eine andere Möglichkeit zur Erklärung des Vorganges übrig, als der Hinweis auf die Änderung der mechanischen Verhältnisse des Markes, welche durch das Herantreten des Luftsackes hervorgerufen wird.

Wir haben im vorigen für die Crista sterni die Veränderungen im Knochenmark, welche dem Vorrücken des Luftsackes an seiner Stelle vorausgehen, auf den Einfluss der Entspannung zurückgeführt, welche sich an ihm bei Freilegung durch die Luftsäcke bis in eine gewisse Tiefe hinein geltend macht. Die Anderung der mechanischen Verhältnisse scheint uns in der That wichtiger zu sein, als jeder andere Einfluss. Ein analoger Zusammenhang muss dann aber auch an allen anderen Stellen, wo Knochenmark durch Luft verdrängt wird, nachweisbar sein, mag das Bild des Vorganges noch so sehr im einzelnen abgeändert oder durch besondere Erscheinungen kompliziert sein. Prüfen wir die Richtigkeit unserer Vermutungen an der Hand anderer Beispiele.

Zunächst sei ein zweites Präparat vom Sternum in Berücksichtigung gezogen, von welchem Frontalschnitte durch den vorderen Rand der Crista sterni und der Hauptplatte des Sternum angefertigt worden sind; dieselben gehen auch durch das Sternocoracoidgelenk.

Hier finden wir gegen den freien Längsrand der Crista sterni hin im allgemeinen ganz ähnliche Verhältnisse, wie wir sie oben von Sagittalschnitten beschrieben haben. Indessen scheint es hier vor dem Herantreten der Luftgänge zur Bildung von etwas grösseren Markhöhlen gekommen zu sein. Die Grenze des Luftraumes ist hier hinter der Grenze der Marksprossen noch etwas weiter zurückgeblieben. Im basalen Viertel der Zwischenzone finden wir in den Markräumen fast nur das feinfaserige, mehr homogen, ja fast gallertig aussehende Gewebe und nur axial sind Reste der Rundzelleninfiltration vorhanden: Fettzellen und Kapillaren sind in denselben fast ganz verschwunden; wo ausnahmsweise etwas reichlichere Gefässe vorhanden sind, haben sie nicht die zarte endotheliale Begrenzung der venösen Kapillaren, sondern eine verdichtete Wand, und erscheinen mehr als eine variköse Verzweigung kleiner Venen.

Im zweiten Viertel der Zwischenzone beschränkt sich die helle, feinfaserig gallertige, von Kapillaren, Fett und Rundzellen freie Substanz immer mehr auf die Peripherie der Markräume. Im axialen Bezirk treten Fettzellen und venöse Kapillaren auf; oberhalb der Mitte der Zwischenzone, wo die periphere helle Faserzone verschwunden ist, treten auf einmal grosse venöse, dünnwandige Gefässe neben kleineren auf. Unmittelbar basal von dieser Stelle aber zeigt sich im axialen Teil des Markes ein Unterschied zwischen den ganz central und den mehr peripher gelegenen Teilen. An den ersteren finden wir eine Grössenentwickelung und ein Präponderieren der Fettzellen, wie wir das im vorigen Präparat nicht beobachteten. Zwischen den Fettzellen bleibt hier für Kapillaren und Rundzellen nur wenig Raum; wir nehmen an, dass hier das Mark von der Einwirkung der Pneumatisation eben erst erreicht wird, und dass es, bevor die Beeinflussung vom Luftsack her erfolgt, noch einen Schritt weiter in seiner Entwickelung gekommen ist, als es an entsprechender Stelle im vorigen Präparat der Fall war, einen Schritt weiter in der Reihe der Veränderungen, welche das Mark bei unterbleibender Pneumatisation in grösseren centralen Markräumen erfahren kann. Wir sehen nämlich, dass sich in solchen Räumen das mit Rundzellen infiltrierte und mit weiten venösen Räumen durchsetzte Mark allmählich mehr und mehr in reines Fettmark umwandelt. Und zwar beginnt dieser Prozess in den grössten Markräumen, welche die starrsten Wände haben, und an den von den Knochen am weitesten entfernten Stellen, an welchen das Mark am gleichmässigsten in allen Richtungen des Raumes in Form einer Flüssigkeit mechanisch in Anspruch genommen resp. entlastet ist.

Nach ganz entgegengesetzter Seite weichen die Verhältnisse von denjenigen des zuerst untersuchten Objektes ab, da wo der Pneumatisations-Prozess von der Vereinigungsstelle zwischen Crista sterni und Hauptplatte aus gegen das Sterno-Coracoid-

gelenk fortschreitet; hier finden wir ganz nahe beisammen: den Gelenkknorpel, die in denselben eindringenden Markssprossen und die Enden der Lufträume. Hier liegt stellenweise zwischen den Markssprossen, die in den Knorpel eindringen, und den Lufträumen sozusagen nur eine schmale Zone mit feinfaserigem Bindegewebe. Hier wird also der Markraum pneumatisiert, bevor es in ihm zur Anhäufung von Rundzellen und Fettzellen gekommen. Für die Markschrumpfung kann hier im wesentlichen nur die Rückbildung der Bluträume und Verkleinerung der Saftlücken in Frage kommen. Die Schrumpfungsverschiebung kann so erheblich nicht sein. Die Endgänge der Lufträume sind sehr erheblich enger als auf der anderen Seite, gegen die Crista sterni hin, und auffällig rasch verengern sich über ihnen die Markräume. Dies alles ist wohl Schuld daran, dass die gewebsentlastende, entspannende Einwirkung, die von den Lufträumen ausgeht, sich auf eine geringere Tiefe hin geltend macht.

b) Coracoid.

Das Coracoid wird bei der Taube vom hinteren sternalen Ende her pneumatisiert.

Es dringt hier der supracoracoidale Luftraum vor dem vorderen Sternalrande zwischen dem oberen M. Coracobrachialis (M. cbr. brevis), der bis zur Episternalpartie reicht, innen und dem M. sterno-coracoideus aussen bis zur oberen Fläche des Coracoides vor. Das Ligam. sterno-coracoideum superius breve wird dabei rings vom Luftraum umfasst und verläuft als freie Brücke vom Sternalrand zum Coracoid. Nachdem gewöhnlich an mehreren Stellen der Luftraum durch Lücken der Corticalis in die Markräume eingedrungen ist, erfolgt die weitere Pneumatisation in ganz ähnlicher Weise, wie dies beim Humerus geschieht. Auf der einen Seite wird die Spongiosa nach dem Gelenkknorpel hin bis zu den nächstkleinsten Markräumen pneumatisiert; auf

der anderen Seite brechen, meist durch mehrere Pforten des Spongiosagebälkes, buchtige Lufträume in das mehr oder weniger weit nach der Seite des Fettmarkes entwickelte Knochenmark der centralen Markhöhle hinein.

Die Vorgänge vollziehen sich weiterhin wesentlich in derselben Weise, wie beim Humerus, so dass wir uns mit einem Hinweis auf die folgende Darstellung begnügen können.

c) Humerus.

Das obere Ende des Humerus, an welchem der Luftsack in den Knochen eindringt, bietet komplizierte Formverhältnisse dar. Man kann ein Grundstück und ein System vorragender Leisten unterscheiden. Als Grundstück bezeichnen wir das, was nach Abtrennung der Muskelhöcker und Muskelleisten übrig bleibt.

Das Grundstück geht aus dem Mittelstück hervor, welches bei horizontal ausgespanntem Flügel von der Schulter zum Ellbogen horizontal schräg nach hinten aussen verläuft und fast cylindrisch ist (mit vorderer Abflachung), und biegt schulterwärts allmählich nach innen ab. Es bildet mit dem Mittelstück und distalen Ende des Humerus bei der Betrachtung von oben eine S-förmigeKrümmung, es verschmälert sich im horizontalen und verbreitert sich nach dem Schultergelenk hin im vertikalen Querdurchmesser und endet im Gelenkkopf, dessen Gelenkfläche mit der inneren Peripherie eines frontal gestellten Ringes verglichen werden kann. Die Verbreiterung des Grundstückes findet vorzugsweise nach unten hin statt, so dass die Mittellinie des Grundstückes und die Mitte der Gelenkfläche gegenüber dem Mittelstück auch etwas nach unten hin abweichen.

An der Stelle der stärksten Horizontalabbiegung ist aus der oberen Peripherie die Crista superior humeri nach vorn herausgezogen, als schmale horizontale Platte mit winkelig zugeschnittenem Rand. An ihr setzt sich der vor dem Humerus (und

M. biceps) aufsteigende grosse Brustmuskel an. Unmittelbar distal von der Gelenkfläche ragt aus der unteren und hinteren Peripherie des Grundstückes das „Tuberculum inferius“ der Autoren vor. Dasselbe ist gebildet durch zwei gelenkwärts sich erhöhende Leisten, die nahe dem Gelenk durch eine querstehende Längs-Verbindungsleiste miteinander zusammenhängen. Wir wollen die beiden Längsleisten als Crista inferior und Crista posterior unterscheiden, die Verbindungsleiste als Crista commissuralis. Von diesen drei Leisten wird eine nach hinten unten offene Nische umsäumt, deren Grund vom Grundstück des Humerus gebildet wird und glatt in die hintere untere Peripherie des Mittelstückes übergeht. Diesem Grund entlang greift der kurze Kopf des Triceps in der Nische proximalwärts, während der lange Kopf des Triceps und der M. deltoideus über der Crista posterior und auf der oberen Seite des Humerus liegen. Die hintere Leiste ist mehr der Scapula, die untere ist mehr dem Coracoid zugewendet.

An der Verbindungsleiste inserieren der M. subscapularis und der von der Oberseite des Coracoides kommende M. coraco-brachialis brevis. Aussen an beiden greift bis auf das proximale Ende der hinteren Leiste hinauf der von der Unterseite des Coracoides kommende M. coraco-brachialis longus, während der vom hinteren Teil der Scapula entspringende Musc. teres major, den Raum der Nische teilweise füllend, zur unteren Leiste zieht.

Über diesen vom Coracoid und Schulterblatt zum proximalen und unteren Umfang der Nische ziehenden, sie teilweise ausfüllenden Muskeln, in einer im einzelnen etwas wechselnden Weise dringt nun der Luftsack in den Grund der Nische. Proximal von der Auspolsterung desselben durch den M. triceps brevis kommt es zur Bildung des Porus pneumaticus resp. einer Mehrzahl von Pori pneumatici, und zwar kommt vor allem in Betracht die Stelle, wo Grundstück und Verbindungsleiste zusammentreffen. Von dieser Stelle aus können

vor allem die Verbindungs- und untere Längsleiste, die miteinander hauptsächlich das Tuberculum inferius bilden, pneumatisiert werden, aber auch die hintere Längsleiste; und zwischen den von der Grundlamelle zu jenen Leisten und zum Gelenkkopf ziehenden Knochenbalken ist alsbald auch der Markbezirk des Grundstückes erreicht, von wo aus die Ausbreitung nach dem Rande des Gelenkkopfes und Gelenkknorpels einerseits, dem centralen Markraum des Humerus andererseits möglich ist.

So weit wir bis jetzt gesehen haben, findet der Einbruch durch die Corticalis und die erste Lufthöhlenbildung im Mark des Humerus in wechselnder Weise statt, und ist der Vorgang durch gewisse Erscheinungen kompliziert, welche eingehender Untersuchung und Aufklärung bedürfen. Es stehen uns verschiedene Präparate zur Verfügung, an welchen die Pneumatisation des Markes noch auf ein kleines Gebiet unter dem ursprünglichen Grund der Nische beschränkt ist. Das eine Mal scheinen zunächst bloss eine Anzahl getrennter buchtiger Luftgänge im Bereich der Spongiosa zwischen den Spongiosabalken vorhanden zu sein. Das andere Mal finden wir an jener Stelle einen einheitlichen Raum, von welchem engere buchtige Gänge in die benachbarten Leisten und gegen den Gelenkknorpel hin vordringen und andererseits plumpere Buchten gegen den centralen Markraum des Grund- und Mittelstückes hin, letzteres in einem Gebiet, das nur spärlich von Spongiosabalken durchsetzt ist, die von der Grundlamelle der Nische zum Gelenkende hinziehen (Fig. III). Oder wir können statt dessen endlich einen einheitlich von Mark begrenzten, rundlichen, grösseren Luftraum vorfinden, der nur mit zwei oder drei Buchten oder Gewölben in der ganzen Breite des Grundstückes gegen das Mittelstück sich einbuchtet, oder gar nur mit einer einzigen Rundung (Fig. II). Wie die Durchbohrung der Corticalis geschieht, und wie diese ersten Anfänge der Pneumatisation im Humerus entstehen, muss, wie gesagt, noch erst eingehend studiert werden.

Wir beschränken uns darauf, den Fortschritt der Pneumatisation in der Richtung nach der Crista, nach dem Gelenkknorpel und nach dem Mittelstück und distalen Ende des Humerus hin zu verfolgen.

Die Ausbreitung der Pneumatisation in den Leisten und gegen den Gelenkknorpel hin geht in ähnlicher Weise vor sich, wie in der Crista sterni und am Gelenkfalz für das Coracoid. Die endochondralen Balken sind nahe dem Gelenkknorpel dicht und regelmässig radiär gestellt, mit Querverstrebungen. Sie werden mit der Entfernung vom Gelenk rasch seltener und schon nahe unter dem Gelenkknorpel stellen sich die Spongiosabalken als Systeme sich rechtwinkelig kreuzender, gegen die Peripherie des Grundstückes hinziehender Trajektorien dar. Schon im Querschnittniveau der Verbindungsleiste wird in der Achse des Grundstückes ein mittlerer Raum fast balkenfrei, doch treten distalwärts bald neue vereinzelte Balken auf, welche namentlich von der Gegend der Crista superior ausgehen und schräg den Markraum durchsetzen, um sich der unteren Wand des Mittelstückes anzuschliessen.

Je nach dem Alter des Tieres findet man natürlich den Luftsack mehr oder weniger weit gegen den Gelenkknorpel hin vorgedrungen. Bei noch nicht zu weit vorgeschrittener Pneumatisation sehen wir z. B. in einer nach dem Gelenk vorgebuchteten Zone in der Basis des Gelenkkörpers 3—4 grössere Luftsackbuchten in ebensovielen Spongiosalogen (wenn man die Räume zwischen benachbarten Längsbalken der Spongiosa so nennen darf) die ganze Breite des Grundstückes einnehmen. Das nach dem Gelenk hin angrenzende Mark zeigt die feinfaserige Beschaffenheit. Es erstreckt sich soweit knorpelwärts, als noch etwas grössere Markräume vorhanden sind. Vor den engeren Markräumen zweitletzter Ordnung macht es Halt, wobei es zuletzt auf die nächste Nähe der Knochenbalken beschränkt ist (Peripherie der Markräume). An noch nicht pneumatisierten

Humeri findet man in der Regel nicht bloss im grossen centralen Markraum, sondern auch in den grösseren Räumen der Spongiosa der Endteile Fettmark. An den vorliegenden Präparaten aber, an welchen die Pneumatisation begonnen hat, findet man nur ausnahmsweise gelenkwärts von den feinfaserigen Markzonen noch Fettmark, das nicht feinfaserig umgewandelt ist. Die feinfaserige Zone ist bis zu den kleineren Markräumen vorgedrungen, in denen nur eine weite venöse Kapillare liegt, oder doch nu wenige solcher sich befinden und auch ein mit Rundzellen gefülltes Gewebe ist in der Umgebung der weiteren Kapillaren nur spärlich vorhanden. Es ist klar, dass hier in der Folge der Schrumpfungsprozess des Markes und das Vorrücken der Pneumatisation nur sehr langsam weiter hat fortschreiten können, sozusagen nur nach Massgabe des Vorrückens der Markhöhlenbildung im wachsenden Gelenkknorpel.

Ähnlich liegen die Verhältnisse in den Cristae; auch in der Verbindungsleiste besteht am Rand lange Zeit noch Knorpel, auf dessen Kosten sich das endochondrale Gebiet noch zu vergrössern vermag. Aber die Marksprossen sind hier noch kürzer als am Gelenkknorpel, und der Übergang in breitere Spongiosaräume vollzieht sich noch rascher als dort. Die Pneumatisation ist noch weiter zur Oberfläche vorgedrungen. Aber obwohl das Vorwachsen enger Markräume (Marksprossen) nach der Peripherie beschränkt, ja stellenweise bereits sistiert ist, oder vielleicht gerade deshalb, unterbleibt an den kleinsten peripheren Räumen der Spongiosa die nachträgliche Erweiterung; die Enge des Spongiosagebälkes kann erhalten bleiben. Die Füllung der kleinsten Markräume mit Mark, resp. mit einem Gewebe, welches die zur Ernährung des Knochengebälkes nötigen Gefässe führt und soviel Bindegewebe, als zur Verbindung derselben mit dem Gebälk benötigt ist, hat keine weitere Tendenz mehr, zu schrumpfen, wenn Fett und Rundzellen nicht vorhanden sind, und die Weite und Dichte des Kapillarnetzes auf das unum-

gänglich Notwendige eingeschränkt ist. — So bleibt also der Luftsack auch bei vollständig durchgeführter Pneumatisation den noch bestehenden kleinsten Markräumen der Spongiosa, des endochondralen sowohl als des perichondralen Gebietes, fern. Ausserdem kann es vorkommen, dass sich versteckte, etwas grössere Räume der Spongiosa finden, welche etwas weiter entwickeltes Mark mit Rund- und Fettzellen besitzen können; die Kraft, welche solche Markbezirke ausgespannt hält und am Zusammensinken hindert, ist dann so gering, dass die an engen Zugangsöffnungen unter dem Luftsack sich bildenden Fasergewölbe völlig genügen und nicht zerreissen werden. Ja es können sich, wie wir das namentlich beim Huhn gesehen haben, wo die Ausbreitung des Luftraumes in der engen Spongiosa besonders verlangsamt ist, die Konturen des pneumatischen Raumes unter Resorption der vorstehenden Spongiosapfeiler vereinfachen und es können sich sogar, dem Luftsackgewölbe entlang, knöcherne Verbindungsbalken sekundär ausbilden (vergl. Fig. 2).

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei der Ausdehnung des Luftraumes nach der Seite des grossen Markraumes, der Mitte und dem distalen Ende des Knochens hin. Zur Zeit wo der Luftsack ins Innere des Humerus tritt, ist im Bereich aller grösseren Markräume und selbstverständlicherweise im ganzen centralen Markraum das Knochenmark überall in ziemlich gleichmässiger Weise in Fettmark umgewandelt.

An entfetteten Präparaten erscheint dieses Gewebe als eine äusserst zarte Substanz; zwischen den leeren Fettzellen findet sich ein relativ enges Kapillarnetz, und an allen Stellen der grösseren Markräume hat das Gewebe so ziemlich dieselbe Beschaffenheit. Doch gibt es Fälle, wo das Mark auf Schnitten schon für die grobe Betrachtung dunklere und hellere Stellen aufweist; bei mikroskopischer Untersuchung zeigen sich hier an den stärker gefärbten Stellen weitere venöse Kapillaren und auch mehr Rundzellen im Zwischengewebe, dafür aber weniger

und kleinere Fettzellen; man glaubt hier Stellen vor sich zu haben, in denen die Umwandlung zu Fettmark nur um ein Weniges weniger vollständig zu Ende geführt ist. Wovon die fleckartige Anordnung abhängt, ist schwer zu sagen; man möchte sie für rein zufällig halten, oder an eine gewisse Beziehung zur Arterienverzweigung denken; die Flecke sind übrigens nur ganz unscharf und diffus abgegrenzt; eine schmale Schicht mit etwas grösseren Kapillaren und reichlicheren Rundzellen findet sich meist auch den Knochenoberflächen und den Arterienverzweigungen entlang, vielleicht in Zusammenhang mit der hier, wenn auch noch so wenig geänderten, mechanischen Beeinflussung. Pflanzt sich sonst der Druck und die Druckänderung im Mark gleichmässig nach allen Seiten wie in einer Flüssigkeit fort, so kann an diesen Stellen, namentlich auch wegen der Pulsation der Arterien (für welche durch Entleerung der Venen Raum geschaffen wird) eine etwas ungleichmässige Beanspruchung in Betracht kommen.

Sehr deutlich ist der Verlauf der grösseren Gefässverzweigungen im Mark zu verfolgen: die Arterie tritt vom Foramen nutritium rasch gegen die Mitte des Markes, teilt sich T-förmig und verzweigt sich nach beiden Seiten spitzwinkelig, pappelbaumartig, mit auffällig gestreckten Zweigen, die auch noch im Bereich der ersten, spärlichen Spongiosabalken, unbeirrt durch letztere, geradlinig und fein weiterlaufen; seitliche Zweiglein strahlen successive gegen die Peripherie ab. Die Muskelschicht der Arterien ist sehr schwach entwickelt.

Oft findet man über lange Strecken hin eine einzige grosse längs verlaufende Vene, die eine Zeit lang mit der Arterie verläuft; weiterhin geht die Vene mit ihren Zweigen ihren eigenen Weg; sie verzweigt sich weniger spitzwinkelig. Auch ganz grosse Venen haben nur eine Endothelwand und das umgebende Markgewebe zeigt keine Spur einer besonderen Beschaffenheit in der Nachbarschaft der Vene. An Präparaten

von frisch aus dem toten Tier herausgeschnittenen Knochen und an nicht ganz tadellos hergestellten und aufgeklebten Schnitten findet man die grossen Venen des Markes mitunter leer. Anfänglich waren wir im Zweifel darüber, ob es sich bei diesen Gängen nicht vielleicht um Luftgänge handelt. Die weitere Untersuchung zeigte zur Evidenz, dass eine Verwechselung nicht möglich ist. So enge Luftgänge findet man höchstens mitunter in der Spongiosa, und wo auch immer Lufträume und Luftgänge mitten im Mark auftreten, sind sie immer von feinfaserig verändertem Markgewebe umgeben. Gerade in den grossen Markräumen aber rückt der Luftsack in Form von grossen, buchtigen Räumen, wenn nicht mit einem einzigen Gewölbe auf Kosten des Markes vor.

Der Luftraum dringt thatsächlich vom proximalen Ende her mit einer einfachen, grossen, gerundeten Ausbuchtung, welche bald die ganze Breite des Markraumes einnimmt (Fig. 2 u. 4), oder mit mehrfachen, grossen gerundeten Ausbuchtungen (Fig. 3) auf Kosten des Markes gegen die Mitte und das distale Ende vor. Ihm voraus geht, mehr oder weniger weit in die Tiefe des Markes hineinreichend, die gleiche, deutliche, faserige Umwandlung des Markes, welche wir schon beim Sternum beobachten konnten. Anfänglich, wo noch Spongiosabalken vorhanden sind und das Mark unter Umständen noch reich an weiten Kapillaren und noch nicht so vollständig zu Fettmark verwandelt ist, können wir in diesem faserigen Gewebe, in den mittleren Gewebsbezirken zwischen den Spongiosabalken, neben verkleinerten und spärlicher gewordenen Fettzellen auch noch stärkere Rundzelleninfiltration (fleckartige) und in Rückbildung begriffene Kapillarnetze finden. Im allgemeinen aber scheinen bei der Schrumpfung des ausgebildeten Fettmarkes in den grossen Markräumen die Kapillarnetze rasch zu verschwinden und fallen mehr und mehr nur die Reste der Fettzellen als

Einlagerungen in die vom Luftsackgewölbe und vom Knochen weiter entfernten Teile der Umwandlungszone in die Augen.

Die Faserung ist dabei auffällig grob und deutlich, namentlich in der Nähe der Lufträume. Das genauere Studium ihres Verlaufes bestätigt aber die von uns entwickelte Lehre über die Bedeutung und Entstehungsweise dieser Faserung. Auch hier beschränkt sich die faserige Umänderung (feinfaseriger Bezirk ohne venöse Kapillaren und Fettzellen und ohne Rundzelleninfiltration) nach der Tiefe zu mehr und mehr auf eine immer schmälere Zone zunächst den Knochenwänden und zwar sowohl der Corticalis als der Spongiosabalken. Auch hier sehen wir in den mittleren, von den Knochenoberflächen entfernteren Teilen der Markräume, zunächst unter den Luftganggewölben besonders reichliche, diffuse, stellenweise auch fleckige Rundzelleninfiltration; dann treten nach der Tiefe zu immer reichlichere und immer grössere Fettzellen auf, bis dann zuletzt dieses fettzellenreiche Gewebe jenseits der letzten Ausläufer der Faserzone in das noch nicht durch den Einfluss des Luftsackes entspannte und nicht zusammengesunkene kleinkapillarige Fettmark, oder stellenweise in ein noch mit weiteren venösen Kapillaren versehenes Fettmark übergeht. Die Faserung der Faserzone ist, wie gesagt, in der Nähe der Lufträume auffällig grob und deutlich, so dass man hier eher von einer grobfaserigen als von einer feinfaserigen Zone sprechen muss. Sie ist um so mächtiger, je breiter die Markräume und die ihnen entsprechenden Buchten des Luftraumes sind. Ein genaueres Studium lehrt, dass sie in ihrer Anordnung im Prinzip ganz der bei der Crista genauer beschriebenen Faserung entspricht. Zunächst den Luftsackbuchten verläuft die Faserung der gerundeten freien Fläche des Markes entlang und ist hängebrückenartig oder diaphragmaartig durch die ganze Breite des Zwischenraums zwischen den begrenzenden Knochenwänden ausgespannt; aus der Grenzschicht lösen sich tangentiale Fasern ab und

dringen in die Tiefe des Markes ein; daran schliessen sich nach der Tiefe zu immer mehr schräg von vom Knochen zu den axialen Teilen des Markraumes einsteigende Fasern. An dieser Faserung hängt nun also gewissermassen das nach der Tiefe hin zusammengesunkene Mark des Markraumes. Indem das Hängegewölbe zunächst der freien Markfläche gedehnt und gesprengt wird, können die seitlichen Brückenteile, dem Zug nach der Tiefe nachgebend, an die nachfolgenden Gewölbefasern oder -lamellen sich (nach der Seite zu) anlegen. Auch die nächstfolgenden Fasern werden nun, namentlich in der Aussenzone, nach der Tiefe gezogen und schiefer gestellt, während ihre Querverbindung in der Mitte stärker angespannt wird.

Seitlich ist das Markgewebe am Knochen festgehalten; in einer dem Knochen entlang, unter Verschmälerung in die Tiefe sich erstreckenden Zone findet sich für jede Höhe das Maximum der Veränderung im Sinn einer Spannungszunahme in der einen und im Sinn der Entspannung und Zusammenschiebung in der dazu senkrechten Richtung. Hier zuerst müssen die günstigen Bedingungen für die Erhaltung der Fettzellen und der weiten, allfälliger venösen Kapillaren verloren gehen, während die mittleren Teile trotz des Einsinkens noch allseitiger und gleichmässiger in allen Richtungen ausgespannt bleiben.

Von besonderem Interesse ist nun aber beim vorliegenden Objekt das Verhalten des schrumpfenden Markes zu den gegen das Mark vorspringenden, resp. frei durch das Mark verlaufenden Knochenbalken. Ihre Seitenflächen, wo sie in der Richtung der Markverschiebung gelegen sind, stellen Anheftungsflächen dar für Aufhängefasern des einsinkenden Markes. Wo sich aber eine Seite eines mehr quer verlaufenden Knochenbalkens oder einer Vereinigungsstelle schräger Balken der Strömung des Markes direkt entgegenstellt, erwartet man wohl, dass an ihr sich das Mark staut und spaltet und seitlich auseinanderweicht, und dass sich über ihr eine besonders deutliche Kompressionszone aus-

bildet, mit einer Faserung, die jederseits, nach der Tiefe umbiegend, in ein System von Aufhängefasern sich fortsetzt. Die vom Luftsack abgewendete Seite des Knochenbalkens aber müsste von jeder Faserzone frei sein, und es müssten hier noch die ursprünglichen Beziehungen zum anliegenden Knochenmark erhalten geblieben sein. Entsprechende Bilder findet man nun thatsächlich (Fig. 2).

Ferner findet man auch noch in einiger Entfernung vom Luftraum, zwischen zwei benachbarten, der Strömung des Markes entgegengestellten Pfeilern die in den zwischen inneliegenden Markraum einsteigenden Hängefasern oft deutlich zu Hängebrücken vereinigt, so dass sich hier in der Tiefe und im kleinen die unmittelbar an dem Luftsackgewölbe zu beobachtende Faseranordnung wiederholt. An allen dem Luftsack zugewendeten Balkenflächen oder -rändern treffen wir ohne Ausnahme eine deutliche und umfängliche Faserzone, ebenso wie sich meist das Fehlen jeder solchen Zone an der abgewendeten Seite konstatieren lässt. Aber durchaus nicht immer erscheint im Schnittbild die überliegende Faserung als Kommissur zwischen zwei beiderseits in die Tiefe des Markes weitergehenden Aufhängefasersystemen. Dies darf nun aber nicht verwundern, indem es sich ja um schräg verlaufende und schräg vom Schnitt getroffene Balken handeln kann, an denen sich die Faserung, ebenfalls schräg zum Schnitt, eine weitere Strecke entlang zieht. Wo ausnahmsweise auch an der tiefen Seite von Spongiosabalken eine Faserzone vorhanden ist, erklärt sich dies durch die Annahme, dass infolge des etwas unregelmässigen Vordringens der Luftsackbuchten der betreffende Knochenbalken von einer im Schnitt nicht getroffenen Luftsackbucht unterminiert wird.

So bleibt schliesslich beim aufmerksamen Studium kaum eine Stelle in der Faserung, welche nicht mit der von uns aufgestellten Hypothese in Einklang zu bringen wäre, und es muss

gerade das besondere Verhalten in den verschiedenen Fällen als eine Bestätigung derselben angesehen werden. —

Der Gedanke liegt sehr nahe, dass an denjenigen Stellen, wo sich das Mark, unter Bildung einer kommissuralen Faserzone, an querstehenden Knochenbalken (Vereinigungsstellen von Balken) staut, der Druck des Markes seinerseits modellierend auf den Knochenbalken einwirkt und ihn früher oder später zum Schwund bringt. Indem die Spongiosabalken es sind, welche zum Vordringen des Luftraumes in getrennten Buchten Veranlassung geben, kann sich an ihre Wegschaffung eine nachträgliche Vereinheitlichung des Luftraumes anschliessen; andererseits können getrennte Gänge unter Erhaltenbleiben der trennenden Balken sich jenseits derselben miteinander vereinigen. Damit ist dann natürlich dem einseitigen Andrängen des Markes ein Ziel gesetzt und solche rings vom Luftraum umgebene Balken können dann wohl weiterbestehen, sofern sie in genügender Weise auch weiterhin funktionell in Anspruch genommen sind.

Nachdem einmal der Luftraum in die grosse centrale Markhöhle vorgedrungen ist, wird verhältnismässig rasch der Knochen in seiner ganzen Ausdehnung lufthohl, so dass nur eine ganz dünne Weichteilschicht als Überzug der Knochenflächen erhalten bleibt, und eine vollständige Markfüllung der Räume nur in den besonders engen und schwer zugänglichen letzten Höhlen der Spongiosa, an den Gelenkenden und Muskelfortsätzen, wozu natürlich auch noch die Füllung der Haversschen Kanäle hinzukommt. Es wird also in relativ kurzer Zeit eine sehr erhebliche Resorptionsarbeit geleistet. Fett, Blutgefässe, z. T. vielleicht auch Blutkörperchen, und ein sehr umfängliches Fasergerüst, das alles wird zum völligen Schwund gebracht.

Ein näheres Studium dieser Vorgänge ist sicher von grossem Interesse; es muss dasselbe aber den Gegenstand einer besonderen Untersuchung bilden.

Bei der Pneumatisation des distalen Humerus-

endes endlich liegen die Verhältnisse ganz ähnlich wie bei der Crista sterni etc. (s. Fig. 5).

Überblicken wir die hier mitgeteilten Ergebnisse unserer Untersuchungen, so erscheinen sie als eine Bestätigung der von Strasser vertretenen Auffassung des Pneumatisationsvorganges.

Nirgends ist eine Spur einer besonderen, spezifischen, von den Gefässen oder Zellen der Luftsackwand ausgehenden oder von einer chemischen oder austrocknenden Einwirkung der Luft der Lufträume herrührenden resorptiven Aktion des Luftsackes zu bemerken, nirgends eine Spur davon, dass die Luftsackwand geschwulstartig weiterwuchert, und dass eine solche wuchernde Zellmasse später durch den Luftsack ausgehöhlt wird. Die vom Luftsack freigelegte Markoberfläche ist auffällig arm, ja streckenweise frei von Kapillaren. Alle Erscheinungen sind vielmehr vor allem anderen abhängig von den durch das Herantreten des Luftsackes sich ändernden Verhältnissen der Gewebespannung und sind von diesem Gesichtspunkt aus fast in ihrem vollen Umfang verständlich. Die Hypothese von Wildermuth, dass die Pneumatisation des Knochenmarkes durch die vorangehende Verengerung der Arteria nutritiva veranlasst sei, kann die beobachteten Erscheinungen in ihrem ganzen Zusammenhang nicht erklären. Sie ist schon aus allgemeinen Gründen wenig wahrscheinlich; die Verengerung der Arteria nutritiva und des Foramen nutritium ist nicht Ursache, sondern notwendige Folge der im Mark vor sich gehenden Veränderungen und der Pneumatisation des Markes. — Damit ist nun allerdings nicht gesagt, dass der Vorgang der Pneumatisation des Markes in gar keiner Weise von anderen Faktoren als den mechanischen beeinflusst sei. So ist ja wohl denkbar, dass das Fett des Knochenmarkes, wenn es einmal durch das Herantreten des Luftsackes unter ungünstige Verhältnisse gekommen ist, das eine Mal langsamer, das andere

Mal rascher schwindet, je nach den allgemeinen Verhältnissen der Cirkulation und des Stoffwechsels. Die beginnende Übung in der Flugbewegung könnte in dieser Beziehung sehr wohl von einigem Einfluss sein. Andererseits kann der Prozess in seinen Einzelheiten wohl auch modifiziert werden durch das raschere oder langsamere Wachstum des Knochens zur Zeit der Pneumatisation und durch andere gewebliche Besonderheiten. So zeigt sich z. B. der Vorgang der Pneumatisation des Humerus beim Huhn erheblich anders als bei der Taube, wie schon Wildermuth hervorgehoben hat. Von besonderem Interesse wäre hier zu ermitteln, wie es sich mit jenen Herden schleimig entarteten Gewebes verhält, welche Wildermuth beim Huhn gefunden hat.

Wir haben solche Herde beim Huhn ebenfalls gesehen. Es war uns aber nicht möglich, die Frage nach ihrem Verhalten bis zum Abschlusse dieser Arbeit vollständig aufzuklären; nur soviel sei mitgeteilt, dass wir bis jetzt die eigentümlichen schleimig aussehenden Bezirke niemals in unmittelbarer Nachbarschaft des Luftraumes, sondern stets nur entfernt davon in tieferen, versteckten Markräumen der Spongiosa gefunden haben. Der Mechanismus des Vordringens des Luftraumes im Mark scheint uns also durch diesen herdweise im Mark auftretenden Umwandlungsprozess nicht wesentlich verändert zu sein.

Ich fühle mich verpflichtet, zum Schluss meinem hochgeehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Strasser, unter dessen Leitung und weitgehender Mithilfe die vorliegende Arbeit durchgeführt worden ist, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Litteratur-Verzeichnis.

1. Strasser, H., Über die Luftsäcke der Vögel. (I. D. Bern 1875) Morphologisches Jahrbuch. III. Bd. 1877.
2. Derselbe, Sur le développement des cavités nasales et du squelette du nez (Vortrag, geh. in der Jahresversammlung der Schweizer. Naturforsch.-Ges. in Zofingen 1901). Archives des sciences physiques et naturelles. 106. année. Genève 1901.
3. Derselbe, Über den Flug der Vögel. (Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft Bd. XIX. N. F. XII.) Jena, Gust. Fischer 1885. Seite 238 u. f.)
4. Schönemann, A., Die Topographie des menschlichen Gehörorganes mit besonderer Berücksichtigung der Korrosions- und Rekonstruktionsanatomie des Schläfenbeins. Wiesbaden 1904. S. 52.
5. Wildermuth, H. A., Der feinere Bau der lufthaltigen Vogelknochen nebst Beiträgen zur Kenntnis ihrer Entwickelung. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft. Bd. XI. N. F. IV.
6. Bizzozero e Torre, Archivio per le scienze mediche. Vol. IV. n. 18 und Moleschotts Unters. Bd. XII.
7. Bizzozero, G., Nuove ricerche sulla struttura del midollo delle osse negli uccelli. Atti della R. Accademia delle scienze di Torino. Nouvelles recherches sur la structure de la moelle des os chez les oiseaux. Archives italiennes de Biologie T. XIV. 1891 — Neue Untersuchungen über den Bau des Knochenmarks bei den Vögeln. (Archiv für Mikr. Anatomie. Bd. 35. S. 424—469. 1 Tafel).
8. Denys, Sur la structure de la moelle des os et la genèse du sang chez les oiseaux. La cellule T. IV. 199—240.
9. Strasser, H., Die Nachbehandlung der Serienschnitte auf Papierunterlagen. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie u. f. mikr. Technik. Band XIX, 1902. S. 337—345.

Tafelerklärung.

Fig. Ia und b. Sagittalschnitt durch den vorderen Rand der Crista sterni einer jungen Taube.

Ia. Ossifikationszone.

a. Unverkalkter Knorpel. b. Verkalkter Knorpel. c. Gefässsprossen.

d. Endochondrale Knochenbalken mit Knorpelresten.

e. Engere Markräume mit weiten venösen Kapillaren und einigem Bindegewebe mit Rundzellen und Osteoblasten.

f. Weitere Markräume, in denen auch schon Fettzellen auftreten.

Ib. Pneumatisationszone.

* * * * Endgewölbe und Endgänge des Luftraumes.

g. Fettmark. Fettzellen und reichliche Rundzellen zwischen einem engen Netz ziemlich weiter Kapillaren.

h. Allmählicher Übergang des Fettmarkes in das feinfaserige Mark über den Luftgängen. Die faserige Umwandlung des Markes greift in der Peripherie der Markräume, den Knochenbalken entlang, weiter in die Tiefe.

Fig. II. Längsschnitt durch das Schulterende des Humerus eines jungen Vogels. Auf diesem Schnitt erscheint das Endgewölbe des pneumatischen Raumes gegen die Diaphyse hin einfach und einheitlich. Die Faserung des faserig umgewandelten Markes ist auffallend kräftig. An der Seite des Gelenkknorpels sind die Spongiosabalken streckenweise, dem Luftsackgewölbe entlang — offenbar sekundär — miteinander in Verbindung getreten. Es handelt sich hier wohl um ein Beispiel verlangsamter Ausbreitung des pneumatischen Raumes.

→ * Zugang des Luftsackes zum Knochen durch die Muskelnische am Tuberculum inferius.

Fig. III. Vertikaler Längsschnitt durch das Schulterende des horizontal orientierten Humerus einer jungen Taube, das Grundstück vor der Muskelnische treffend. Vordringen des Luftraumes in mehreren getrennten Gängen und Buchten. Knochen und Knorpel schwarz, Fasermark grau, Fettmark und rotes Mark hell dargestellt.

Fig. IV. Mittelstück des Humerus einer jungen Taube; Längsschnitt. Die Pneumatisation ist etwas weiter fortgeschritten, als im vorigen Präparat. Es ist hier ein einfaches breites Endgewölbe vorhanden.

Fig. V. Distales Ende des Humerus einer jungen Taube; Längsschnitt. Darstellungsweise wie in Fig. III und IV. Vordringen des Luftraumes in einer Mehrzahl relativ enger Endbuchten.

Aus dem anatomischen Institute der Universität zu Bern.
(Laboratorium von Herrn Prof. Zimmermann.)

ÜBER DIE
ZOTTEN DER MUNDLIPPEN
UND DER
WANGENSCHLEIMHAUT BEIM NEUGEBORENEN.

VON

MALKA RAMM,
AUS MELITOPOL (RUSSLAND).

Mit 4 Figuren im Texte und 2 Figuren auf den Tafeln 4/5.

A. Litteraturübersicht.

Wenn wir die neueren Lehrbücher nach dem Vorhandensein von Zotten auf den Lippen des Neugeborenen durchsuchen, so finden wir, obgleich genauere Angaben über diesen Gegenstand schon seit längerer Zeit in der Litteratur aufgetreten sind, nur ausnahmsweise Angaben hierüber.

Die ältesten Angaben über Zotten im Vestibulum oris und zwar speziell an den Lippen finden wir in einer Abhandlung von J. Luschka (20) aus dem Jahre 1863. Er scheint zuerst die beiden Zonen an den Lippen Neugeborener beobachtet zu haben. Er nannte den an die äussere Haut grenzenden Streifen „Pars glabra", wegen ihrer gleichmässig glatten Oberfläche und giebt für ihn eine Breite (in sagittaler Richtung) von 2 mm an. Die innere bis zur Berührungsstelle der Lippen reichende Zone beschreibt er in folgender Weise: „Diese Zone, welche von der äusseren scharf abgesetzt ist, aber ohne deutliche Grenze in die eigentliche, ihr ähnliche, innere Lippenfläche, als deren Umstülpung sich dieselbe gewissermassen darstellt, übergeht, ist mit verhältnismässig langen, weichen, zottenähnlichen Auswüchsen reichlich besetzt. Diese sind sehr regellos angeordnet, indem sie sowohl weiter voneinander abstehen, als auch dichter unter Bildung warzen- oder leistenähnlicher Erhebungen zusammengedrängt sind." Wegen des Zottenbesatzes nennt er diese Zone

„Pars villosa". Dieser Abschnitt zeigt sich an der Oberlippe merklich umfänglicher, als an der Unterlippe und zwar besitzt er bei mässig geschlossener Mundspalte an der Oberlippe eine grösste Höhe von 4 mm, an der Unterlippe jedoch eine solche von nur 3 mm.

Es sei noch hervorgehoben, was Luschka über das Tuberculum labii superioris als Teil der Pars villosa sagt:

Seine vordere Grenze sei abgerundet und erstrecke sich nahezu bis an die gewöhnliche Cutis der Lippe, so dass die Pars glabra an dieser Stelle auf ein Minimum reduziert werde. Nach innen zu besitze das Tuberculum keine bestimmte Grenze. Jederseits sei das Tuberculum durch eine seichte Furche von der Nachbarschaft getrennt und es erhebe sich „in der Mittellinie in eine, jedoch nur schwach ausgeprägte Firste, die sich gegen sein Ende hin allmählich verflacht." Seiner Textur nach gehört dieses Knötchen der Pars villosa des Lippensaumes an, indem es ganz und gar dieselben weichen, grossen und lose zusammenhängenden, zottenartigen, übrigens reichlich vaskularisierten Auswüchse besitzt.

In seinem Lehrbuch der Anatomie (21) giebt Luschka nichts Neues.

E. Klein (14) unterscheidet an der Mundlippe der Neugeborenen drei Teile: 1. einen Oberhaut-, 2. Übergangs- und 3. Schleimhautteil.

Der erste Teil „zeigt eine Reihe ziemlich dicht nebeneinander stehender, cylindrischer oder kegelförmiger, kleiner, gefässhaltiger Papillen, welche etwas über die halbe Höhe der Schleimschicht in diese hinein reichen."

„Mit dem Aufhören der Haarbälge beginnt der zweite Teil — der Übergangsteil der Lippe. Im Anschluss an den vorigen Teil ist das Epithel eine kurze Strecke ebenso hoch, um aber dann rasch an Stärke zuzunehmen". Von der Beschreibung dieser Gegend möchten wir nur hervorheben, dass das Stratum pro-

prium „mit relativ nicht sehr zahlreichen, dünnen, länglichen, aber oft knopfförmig aufgetriebenen, schiefstehenden Papillen“ besetzt sei, „in denen je eine Gefässschlinge deutlich zu erkennen ist.“

Der dritte Teil, der Schleimhautteil, besitzt die dickste Epithellage und soll an der höchsten Konvexität der Lippe die Mächtigkeit von 0,84 mm besitzen, nach der Umbiegung nach hinten jedoch rasch abnehmen, um schliesslich auf der hinteren Seite der Lippe eine Dicke von 0,42 mm beizubehalten.

Uns interessiert besonders folgende Bemerkung: „Von der Oberfläche der Mucosa ragen kegelförmige, grösstenteils ungeteilte, seltener geteilte, an ihrer Basis häufiger zusammenstossende Papillen in das Epithel hinein; die längsten von ihnen — 0,525 bis 0,63 mm — stehen am Anfange des Schleimhautteiles, die Breite ihrer Basis beträgt 0,126—0,21 mm. An der hintern Fläche werden sie mit dem Abnehmen der Epithelstärke ebenfalls kleiner und behalten da die Länge von etwas über die Hälfte der Höhe des Epithels. Die Zellen, welche sich über diesen Papillen befinden, sind dachziegelförmig übereinander gelagert und von oben nach abwärts stärker abgeplattet, daher auch mehr in die Länge gezogen, als die Zellen, die in gleicher Höhe zwischen den Papillen gelagert sind; den ersten zwei oder drei Reihen Papillen am Anfange des Schleimhautteiles, also den am weitesten in die Epithellagen hineinreichenden, entspricht ein aus stark abgeplatteten Zellen gebildeter Hügel, der über das Niveau der Epitheloberfläche hervorsteht.

Wenn wir die Leichen neugeborener Kinder schon zwei oder drei Stunden nach dem Tode zur Untersuchung bekamen, haben wir an dem Eingange in die Mundhöhle, dem Beginne des Schleimhautteiles entsprechend, zwei oder drei Reihen nicht sehr dicht aneinander stehender Papillen gefunden, welche 0,84 bis 1 mm über das Niveau der Lippe hervorstehen und mit

freiem Auge sichtbar sind. Diese Papillen sind kegelförmig und sitzen der Oberfläche mit 0,42 mm breiter Basis auf.

An den Mundwinkeln stehen dieselben sehr dicht und sind so zahlreich, dass die Schleimhaut in einer Ausdehnung von 2—4 Linien und in einer von den Mundwinkeln horizontal nach aussen ziehenden Linie in der Entfernung von 6—8 Linien wie besäet erscheint. Die Zellen, welche diese Papillen bedecken, sind an der Peripherie stark in die Länge gezogen und besitzen rundliche Kerne, ihre Längsachse ist parallel der Längsachse der Papille; oberhalb des Innenraumes der Papille liegen teils wenig in die Länge gezogene, teils länglich polyedrische Zellen, senkrecht auf dem Längsdurchmesser der Papille, übereinander geschichtet: an der konischen Spitze sind die Zellen rundlich, wie durch Knospung entstanden.

Die Zellen, welche den Papillenraum begrenzen, sind teils unregelmässig, grösstenteils palissadenartig aneinandergefügt, besitzen einen stäbchenförmigen Kern und sind samt dem Kerne, ausgenommen an der abgerundeten Spitze des Raumes, wo sie senkrecht aufsitzen, schief nach innen und unten gestellt.

Der kegelförmige Raum der Papille erstreckt sich selten über 0,42 mm, also nicht über die Hälfte der Länge der Papille; in derselben konnte ich in einigen Fällen ganz bestimmt eine Gefässschlinge wahrnehmen und zwar sehe ich zwei nebeneinander liegende Kapillargefässe, die an der abgerundeten Spitze des kegeligen Raumes im Bogen in einander übergehen; in ihrer Wand befinden sich in ziemlich gleichen Abständen längliche Kerne.

Ob in allen Papillen Gefässschlingen und ob Gefässschlingen allein vorhanden sind, können wir nicht sagen; an der Basis trifft man jedenfalls noch Bindegewebsfasern, die mit den Gefässen in den Innenraum eintreten, die jedoch nicht die ganze Länge des Raumes durchzusetzen scheinen.

An den Lippen und den Mundwinkeln des erwachsenen Menschen ist von Papillen, die sich über das Niveau der Epithelfläche erheben, nichts zu sehen; es findet sich nur eine Andeutung davon in Gestalt eines aus abgeplatteten Epithelien gebildeten kleinen Flügels, wie es schon oben erwähnt wurde".

Klein lässt also den am Mundwinkel besonders ausgebildeten Zottenbesatz noch eine, wenn auch kurze Strecke weit, auf die Wangenschleimhaut übergehen. Er fügt seiner Arbeit eine Tafel bei, auf welcher er einen Medianschnitt durch die Unterlippe abbildet, an welchem jedoch von Zotten nichts wahrzunehmen ist.

Ausserdem bildet er eine Zotte vom Eingang in die Mundhöhle ab. Aus den Bezeichnungen der Fig. 1 geht hervor, dass sein „Übergangsteil" der Pars glabra + Pars villosa Luschkas entspricht, dass er also in der Pars villosa keine Zotten gesehen hat, sondern jenseits der Berührungslinie der beiden Lippen.

In seiner Abhandlung über „Die Mundhöhle" in Strickers Handbuch der Gewebelehre (15) bringt er nur einen Auszug der eben citierten Arbeit.

J. Loewy (19) unterscheidet an den Lippen fünf Zonen, von denen die dritte der Pars glabra, die vierte der Pars villosa Luschkas entspricht.

Er spricht ebenfalls von dem Vorhandensein zottenähnliche Gebilde an der Epitheloberfläche der Pars villosa, welche jedoch in den centralen Partien der Lippe nicht so ausgeprägt seien. Beim Übergang in die fünfte Zone, die Mukosa, verschwinden die Zotten.

Neustetter (23) wendet sich gegen die Bezeichnung Lippenrot für den zwischen die behaarte Haut und die Schleimhaut eingeschobenen Teil der Lippenoberfläche, da derselbe bei Negern fast ebenso dunkel, wie die umgebende Haut pigmentiert sei und schlägt vor, diesen Lippenabschnitt künftighin „Lippensaum" zu nennen. Für den Neugeborenen bestätigte er die An-

gabe Luschkas, der, wie oben angegeben, zwei scharf getrennte Zonen unterscheidet.

„Die äussere Zone zeigt etwa die Beschaffenheit, wie später der ganze Lippensaum, die innere dagegen, die über das Niveau der äusseren hervorragt, sieht fast vollständig wie die Schleimhaut der Lippe aus. Das Verhältnis der Breite beider ist so, dass die äussere schmäler als die innere ist, in Zahlen ausgedrückt, sich etwa wie 2:3 verhält“.

Er giebt an, das Tuberculum labii sup. ebenso stark ausgeprägt gesehen zu haben, wie Luschka und bildet einen solchen Fall in Fig. 1 auf Tafel 9 ab, fügt jedoch hinzu, dass es in der Mehrzahl der Fälle entweder nur als leichte, kaum gegen die äussere Zone vordringende Erhebung zu erkennen sei, oder dass sich die hintere Zone an dieser Stelle in gerader Fortsetzung der übrigen Bogenlinie gegen die vordere Zone abgrenze und die Erhebung dahinter ebenfalls fehlen könne.

Dass die vordere Zone in dieser Region so sehr eingeschränkt war, wie es Luschka als Regel schildert, konnte er nicht beobachten. Er schliesst daraus, dass hier viele Variationen vorkommen. Hervorzuheben ist seine Angabe über die Beschaffenheit eines dreieckigen Feldes der Schleimhaut, in der Nähe der Mundwinkel: „Diese Fläche zeigt sich rauh durch zahllose kleinste punktförmige Wärzchen, etwa von der Form der Papillae fungiformes an der Zunge, aber viel kleiner als diese. Dieser Befund ist indes nicht konstant und sei hier nur der Vollständigkeit halber angeführt“.

Er giebt eine genaue Beschreibung des Überganges des Epithels der äusseren Zone des Lippensaumes in die innere und bildet auch die Verhältnisse in Fig. 3 der seiner Arbeit beigefügten Tafel ab. Da wir uns mit diesen Verhältnissen nur nebenbei beschäftigen, so müssen wir auf seine Arbeit selbst verweisen.

Aus seiner Darstellung ist noch zu bemerken, dass in der inneren Zone des Lippensaumes mit der Erhebung des Epithels auch die Papillen sich mehr erheben, schlanker werden und spitz zulaufend sich an ihren Enden nach vorn umbiegen, aber auch nach der Seite ausweichen. Gegen die Schleimhaut zu sollen die Spitzen wieder gerader werden und die Höhe der Papillen abnehmen.

In seiner Fig. 2 ist auch nicht einmal eine Andeutung von frei über die allgemeine Epithelfläche vorragenden Papillen resp. Zotten zu bemerken.

Die Arbeit von Wertheimer (39) war uns nicht zugänglich.

Von Lehrbüchern der deskriptiven Anatomie und topographischen Anatomie, sowie Histologie [H. Luschka, (21), Henle (9), E. Bock (3), Chr. Aeby (1), W. Krause (17), J. Hyrtl (12), Hoffmann-Rauber (11), Pansch-Stieda (33), Gegenbaur (7), Brösike (5), Fr. Reinke (27), Testut (38), Rüdinger (29), Merkel (22), Hildebrand (10), A. Richet (28), Leydig (18), Gerlach (8), Stöhr (34), Böhm-Davidoff (4), O. Schultze (31), Szymonowicz (35), v. Ebner (6), Told (36), Orth (25), Sobotta (32)] fanden wir Angaben über die Existenz von Lippenzotten nur in den Lehrbüchern von Luschka, W. Krause, Stieda (Pansch), Henle, und Testut, welche jedoch im wesentlichen auf den Angaben Luschkas basieren.

B. Eigene Untersuchungen.

Das von uns benutzte Material wurde mit 10%igem Formalin fixiert, und nach 24 Stunden in allmählich gesteigerten

Alkohol gebracht. Präparate, welche die gesamte Schleimhaut des Vestibulum oris enthielten, (die Schleimhaut selbst war unmittelbar am Übergang in das Zahnfleisch durchschnitten) wurden, die äussere Haut nach unten, vor der Fixation mit Igelstacheln auf Korkplatten befestigt und dann, das Präparat nach unten, auf der Fixationsflüssigkeit schwimmend erhalten. Nun wurden die Präparate zuerst makroskopisch sorgfältig untersucht und eventuell gemessen und gezeichnet. Alsdann wurden einzelne Stücke herausgeschnitten, mit Hämalaun und Eosin durchgefärbt, in Paraffin eingebettet und zu Schnittserien verarbeitet. Hierbei wurden zum Teil verschiedene Schnittrichtungen gewählt (parallel und senkrecht zur Oberfläche).

In den folgenden Zeilen werden wir zunächst einzelne Fälle von Lippen, sowie solche von Wangenschleimhaut protokollarisch makroskopisch und alsdann die mikroskopischen Verhältnisse eines besonders geeigneten Falles beschreiben. Zum besseren Verständnis möchten wir bemerken, dass wir unter Pars villosa der Lippen den gesamten mit mehr oder weniger ausgebildeten Zotten besetzten Abschnitt verstehen. Derselbe stösst vorn unmittelbar an die Pars glabra und ist hier auch bei geschlossenem Mund sichtbar. Dieser Teil des zottenbesetzten Abschnittes entspricht der inneren Zone des Lippensaumes von Neustätter. Der Zottenbesatz geht aber noch weiter auf die innere Seite der Lippe über und kann sich, wie wir sehen werden, stellenweise bis zur Umschlagstelle der Lippenschleimhaut auf die Kiefer erstrecken. Es umfasst somit unsere „Pars villosa“ Abschnitte, welche entschieden zur Schleimhaut gehören; wir werden also nicht sprechen können von einer Grenze zwischen der Pars villosa und der Schleimhaut, sondern zwischen jener und der übrigen Schleimhaut. Übrigens wird über die Frage, ob die Pars villosa zur Schleimhaut gehöre oder nicht, weiter unten die Rede sein.

I. Makroskopische Verhältnisse.

Fall A.

Das Präparat bestand nur aus den beiden, an den Mundwinkeln durch einen schmalen Streifen verbundenen Lippen. Die Mundspalte hatte eine Breite von 28 mm.

Pars glabra und villosa waren durch eine scharf markierte Rinne voneinander getrennt.

1. Oberlippe.

An ihr konnten wir deutlich drei nebeneinander gelegene, durch Rinnen voneinander geschiedene Abschnitte unterscheiden einen medialen 8 mm breiten (quer herübergemessen) und jederseits einen solchen von 10 mm Breite. Die mittlere Partie entspricht dem Tuberculum labii superioris. Die Ausdehnung der Pars villosa in sagittaler Richtung ist bei den medialen und lateralen Abschnitten sehr verschieden: bei den lateralen Abschnitten beträgt die sagittale Breite 4 mm, bei dem medialen genau in der Medianebene 12 mm, 2 mm seitlich davon $7^1/_2$ mm. Dieser Unterschied beruht darauf, dass in der Medianlinie die Grenze zwischen Pars villosa und Pars glabra gegen das Filtrum ziemlich stark ausbiegt, dass ferner die Pars villosa sich auf der inneren Seite mit einem zungenförmigen Fortsatz jederseits am Frenulum entlang bis dicht an die Übergangsstelle der Lippenschleimhaut in das Zahnfleisch erstreckt. Auch neben dieser medianen inneren Zacke des Zottenbesatzes zeigt derselbe am mittleren Lippenabschnitt eine charakteristische Grenze: zuerst geht die Grenze ähnlich wie in Textfigur 3 gerade lateralwärts um dann plötzlich, an der lateralen Grenze des mittleren Abschnittes rechtwinklig umbiegend, gegen den Lippenrand abzusteigen, um dann schliesslich unter spitzem Winkel auf den lateralen Lippenteil überzugehen. Was die Zotten des mittleren Lippenabschnittes selbst anbelangt, so erscheinen dieselben sehr

dicht stehend, dünn und verhältnismässig lang. Gegen die Pars glabra zu werden sie niedriger, lassen sich jedoch dicht an derselben noch als niedrige Höckerchen erkennen. Nur ein kleines dreieckiges in der Medianlinie gegen das Filtrum gerichtetes Feld der Pars villosa, das also zum Tuberculum gehört, ist vollständig frei von Zotten.

Am lateralen Abschnitt der Oberlippe reicht auf der inneren Seite, wie in Textfigur 3 der Zottenbesatz weniger weit hinauf, als am mittleren Abschnitt; überhaupt zieht sich hier an der Grenze zwischen beiden Abschnitten ein schmales, nach unten spitz zulaufendes, zum Teil zottenfreies Feld ziemlich weit herab, wodurch die Grenzen zwischen den drei Lippenabschnitten noch schärfer markiert werden. Gegen die Pars glabra hin gehen die Teile ohne deutliche Grenze in einander über. Noch ist zu bemerken, dass auf der inneren Seite des lateralen Lippenabschnittes die Zottenverhältnisse nicht überall die gleichen sind: näher dem medialen Abschnitt und zwar gegen die zottenfreie Schleimhaut zu sind die Zotten erheblich kürzer und breiter, erschienen an dem fixierten Präparat als weissliche Höckerchen; gegen den Mundwinkel zu sind sie erheblich länger und dichter stehend, doch kann das letztere auf einer Täuschung beruhen, indem die längeren Zotten sich umlegen und so das ganze Feld mehr zudecken. Gegen die Pars glabra hin werden die Zotten auf der ganzen Lippe kürzer und unscheinbarer, lassen sich jedoch bis dicht an die Grenze verfolgen.

2. Unterlippe.

An ihr können wir, wie gewöhnlich, nur zwei durch eine deutlich in der medianen Rinne gelegene Verschmälerung (in sagittaler Richtung) der Pars villosa von einander getrennte Abschnitte erkennen. Mit anderen Worten: die Grenze des zottenbesetzten Streifens gegen die übrige Schleimhaut weicht in der

Mitte gegen die Pars glabra zu stark aus. Diese Grenzlinie ist deutlich durch eine Reihe kleiner, etwa 0,5 mm breiter weisslicher Höckerchen, die einen annähernd gleichen Abstand von ebenfalls 0,5 mm von einander besitzen; solche Höcker finden sich auch an anderen Stellen der Lippenschleimhaut in reichlicher Menge. Sie scheinen uns am deutlichsten an der Oberlippe zu sein. Dort sind sie am grössten, ebenfalls an der Grenze der Zottenzone. Bei den grössten glauben wir, mit blossem Auge eine sehr feine Öffnung auf dem höchsten Punkt zu sehen. Es scheint sich also hier um einige Drüsen zu handeln. Gegen die Pars glabra zu werden die Zotten unscheinbar. Auf einem 2 mm breiten Randstreifen lassen sich, wenigstens bei makroskopischer Betrachtung deutliche Zotten nicht mehr erkennen. Doch glauben wir bei sehr günstiger seitlicher Beleuchtung mit Mühe noch feinste Höckerchen zu erkennen. Unmittelbar an der Pars glabra selbst scheint uns die Schleimhaut, abgesehen von feinen Fältchen, glatt zu sein. Nach den Mundwinkeln zu werden die Zotten länger und anscheinend dichter.

Was nun die Masse der mit Zotten besetzten Zone, also mit Ausschluss des zottenfreien Streifens an der Pars glabra betrifft, so ist die schmälste Stelle (in der Medianebene) 3 mm, die breiteste (ca. 4 mm seitlich davon) 5 mm breit (in sagittaler Richtung).

Fall B.

1. Oberlippe.

Die Breite der Mundspalte betrug 1,7 cm. Sie war erheblich kleiner, als im vorigen Fall, so dass wir anzunehmen geneigt sind, es handele sich nicht um eine ausgetragene Frucht.

Es war uns nicht möglich, uns genauer über das Alter zu informieren, da wir das Kind selbst nicht gesehen haben, und das Präparat schon im fixierten Zustand uns zuging.

Auch hier lassen sich an der Pars villosa der Oberlippe

drei nebeneinander liegende Abschnitte unterscheiden, wenn auch nicht ganz so ausgesprochen wie in Fall A.

Der mittlere Abschnitt besass eine Breite von 3,5 mm. Die Zotten erstreckten sich an dem bis fast zur Pars glabra reichenden Frenulum aufwärts bis zur Übergangsstelle der Lippenschleimhaut auf die Oberkiefer. Am Lippenrand blieb dicht an der Pars glabra ein 0,5 mm breiter Streifen frei von Zotten. Die Grenze zwischen diesem Streifen und dem zottenbesetzten Abschnitt war eine ziemlich scharfe. Auch bei diesem Fall zeigte die Grenze zwischen der Pars glabra und Pars villosa die beim Fall A beschriebene Wellenlinie im mittleren Teil, wenn auch die mittlere gegen das Filtrum zu gerichtete Ausbuchtung der Grenzlinie nicht so weit vorragte. Die grösste Ausdehnung des Zottenfeldes (in der Medianebene) betrug 6,5 mm.

Der laterale zottenbesetzte Abschnitt war auf der hinteren Lippenseite, wie beim Falle A, von dem medialen durch ein schmales, keilförmiges, zottenfreies Feld unvollkommen geschieden, indem am Lippenrand der gesamte Zottenbesatz der Oberlippe ein zusammenhängender war. Es erstreckte sich der zottenfreie Zwickel nicht ganz 2 mm weit (auf den lateralen Abschnitt bezogen) in den ganzen zottenbesetzten Streifen hinein. Die grösste sagittale Breite des lateralen Abschnittes fand sich 3 bis 4 mm neben dem Frenulum und betrug 5 mm. Der zottenfreie schmale Streifen an der Pars glabra wurde lateralwärts schnell schmäler, so dass schliesslich am Mundwinkel die Zotten bis zur Pars glabra reichten, wenn sie auch da etwas niedriger waren, als weiter nach innen.

2. Unterlippe.

Auf der Unterlippe war der Zottenbesatz überall ein recht gleichmässiger bis auf eine etwa 0,75 mm breite Zone dicht an der Pars glabra, welche jedoch ebenfalls gegen die Mundwinkel zu schmäler wurde. Gegen das Zahnfleisch zu wurden die Zotten

allmählich niedriger und liessen zwischen sich und der Umschlagstelle der Schleimhaut einen 3 mm breiten Streifen frei. Die grösste sagittale Breite des zottenbesetzten Streifens lag mehr in der Mitte und betrug 5 mm, während derselbe am Mundwinkel nur noch 3,5 mm breit war.

Fall C.

1. Oberlippe.

Bei Untersuchung in der Flüssigkeit machte es den Eindruck, als ob auf der Oberlippe, besonders auf dem Tuberculum labii superioris und am Mundwinkel, reichliche, aber sehr dicht aneinanderliegende Zotten vorhanden wären. Untersuchte man das Präparat jedoch ausserhalb der Flüssigkeit, nachdem man die überschüssige Flüssigkeit so weit hatte verdunsten lassen, bis die Oberfläche eben trocken war, so erschien die Schleimhaut fast ganz glatt, während man doch hätte erwarten sollen, dass nunmehr die Zotten erst recht deutlich hervortreten würden.

Man muss wohl hier annehmen, dass entweder gar keine über das Niveau der Schleimhaut hervorragende Zotten vorhanden waren, oder dass, falls solche doch vorhanden waren, die Zwischenräume zwischen ihnen etwa durch Schleim vollständig ausgefüllt waren. Das thatsächliche Verhalten kann nur an Schnitten festgestellt werden.

2. Unterlippe.

Das, was von der Oberlippe gesagt wurde, gilt insofern auch für die Unterlippe, als abgesehen von feinen undeutlichen Höckerchen an dem Mundwinkel, welche auch nur bei Untersuchung in Flüssigkeit zu sehen waren, Zotten auch nicht einmal in Spuren zu erkennen waren. Wir möchten bei dieser Gelegenheit erwähnen, dass wir in einem anderen Falle genau das Gleiche beobachtet haben.

Damit ist noch nicht bewiesen, dass bei einzelnen Individuen Zotten mehr oder weniger reichlich vorhanden sind, bei anderen dagegen vollständig fehlen. Vielmehr muss man an die Möglichkeit denken, dass, je höher die Zotten vorragen, das Epithel um so mehr wegmaceriert sei, so dass die immerhin recht hohen Papillen der Tunica propria mehr oder weniger frei liegen. Das ist jedoch deshalb weniger wahrscheinlich, weil in einem bestimmten Fall in der Wangenschleimhaut die Zotten nur an bestimmten Stellen vorragten und zwar bis zu einer Höhe von ca. 1 mm, andere Stellen dagegen absolut glatt erschienen, weil ferner an der Übergangsstelle an der äusseren Haut die Oberfläche der letzteren in diejenige der Pars glabra und diese in diejenige der Pars villosa ganz glatt überging, obgleich das verhornte Epithel der Pars glabra gegen die Pars villosa dem Aussehen nach scharf abstach.

Fall D.

Das Präparat umfasste die gesamte Schleimhaut des Vestibulum oris.

Die Zotten waren in diesem Falle ausgezeichnet konserviert und sehr charakteristisch angeordnet.

1. Pars villosa der Lippen.

An dem mittleren Teil der Lippen war der Zottenbesatz so angeordnet, wie wir es in den früheren Fällen beschrieben haben; so machte an der Oberlippe die Grenze zwischen Pars glabra und Pars villosa in der Mittellinie eine starke Ansbiegung gegen das Filtrum zu, sodass die Pars glabra hier nur 1,8 mm breit war, während sie an der Grenze zwischen mittlerem und lateralem Abschnitt, wo die Grenze nach hinten ausbog, ihre maximale Breite von 3 mm erreichte. Auf der hinteren Seite der Oberlippe fanden sich ebenfalls die gleichen Verhältnisse,

wie in Fall A, so erstreckte sich z. B. auch hier der Zottenbesatz des Tuberculum labii superioris in Gestalt einer schmalen Zunge am Frenulum entlang zur Umschlagstelle der Schleimhaut.

In den seitlichen Abschnitten liess sich leicht erkennen, dass, je näher den Mundwinkeln, der Zottenbesatz um so breiter wurde, und zwar war diese Zunahme eine erhebliche (s. Textfigur 1).

Sowohl an Ober- wie an Unterlippe bildete die laterale Grenze des Zottenbesatzes einen spitzen Winkel. An den Mundwinkeln waren die Zottenbesätze wenigstens innen scharf gegeneinander abgegrenzt. Im ganzen Lippenbezirk fanden sich die grössten Zotten an der Unterlippe und zwar dicht unter dem Mundwinkel. Es muss noch bemerkt werden, dass der lateral aufwärts vorspringende Winkel des Zottenbesatzes der Oberlippe jederseits bis dicht an eine eigenartige plattförmige Exkrescenz heranreichte. Diese beiderseitigen Exkrescenzen waren genau symmetrisch angeordnet. Der Vollständigkeit halber möchten wir noch anführen, dass die Pars glabra der Unterlippe ihre maximale Breite von 2,8 mm in der Medianlinie erreichte.

2. Die Schleimhaut der Wangen.

Die Schleimhaut der Wange zeigte einen mittleren, von der oberen und unteren Umschlagstelle ziemlich gleich weit entfernten mit Zotten besetzten Streifen. Dieser Streifen begann schmal (ca. 4 mm breit) am Mundwinkel und zwar mehr an dem der Unterlippe zugehörigen Zottenbesatz. Lateralwärts verbreiterte sich die Zone schnell, so dass sie in einer Entfernung von ca. 15 mm vom Mundwinkel eine Höhe von ca. 18 mm erlangte. Es ist dies die grösste Höhe überhaupt an der gesamten Zottenzone der Schleimhaut. Da die Zone sofort nach Erreichung der grössten Höhe wieder schnell abnahm, entstand oben und unten eine Zacke. Die obere Zacke berührte beinahe die Mündung des Ductus parotideus. Der obere Kontur des Streifens zog nun

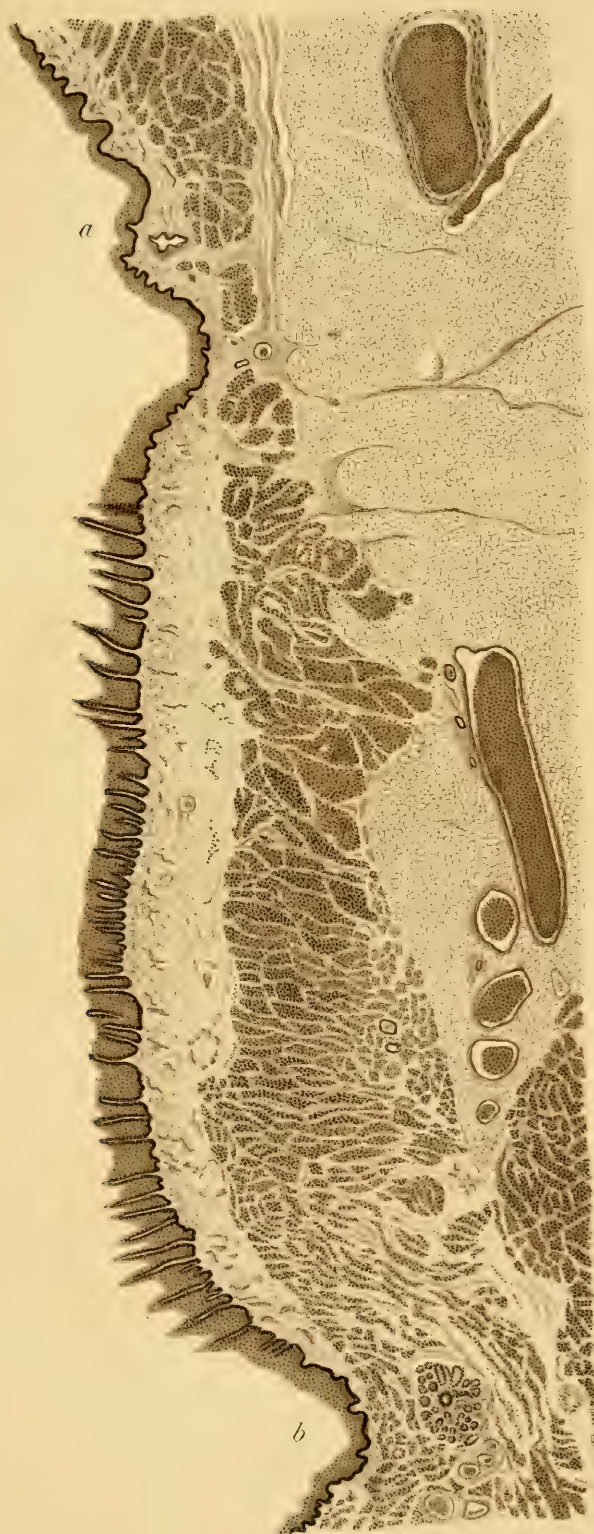
in Zickzacklinien bis zum hinteren Ende der Wangenschleimhaut, d. h. bis zum Kieferast. Links war das Zackenbild deut-



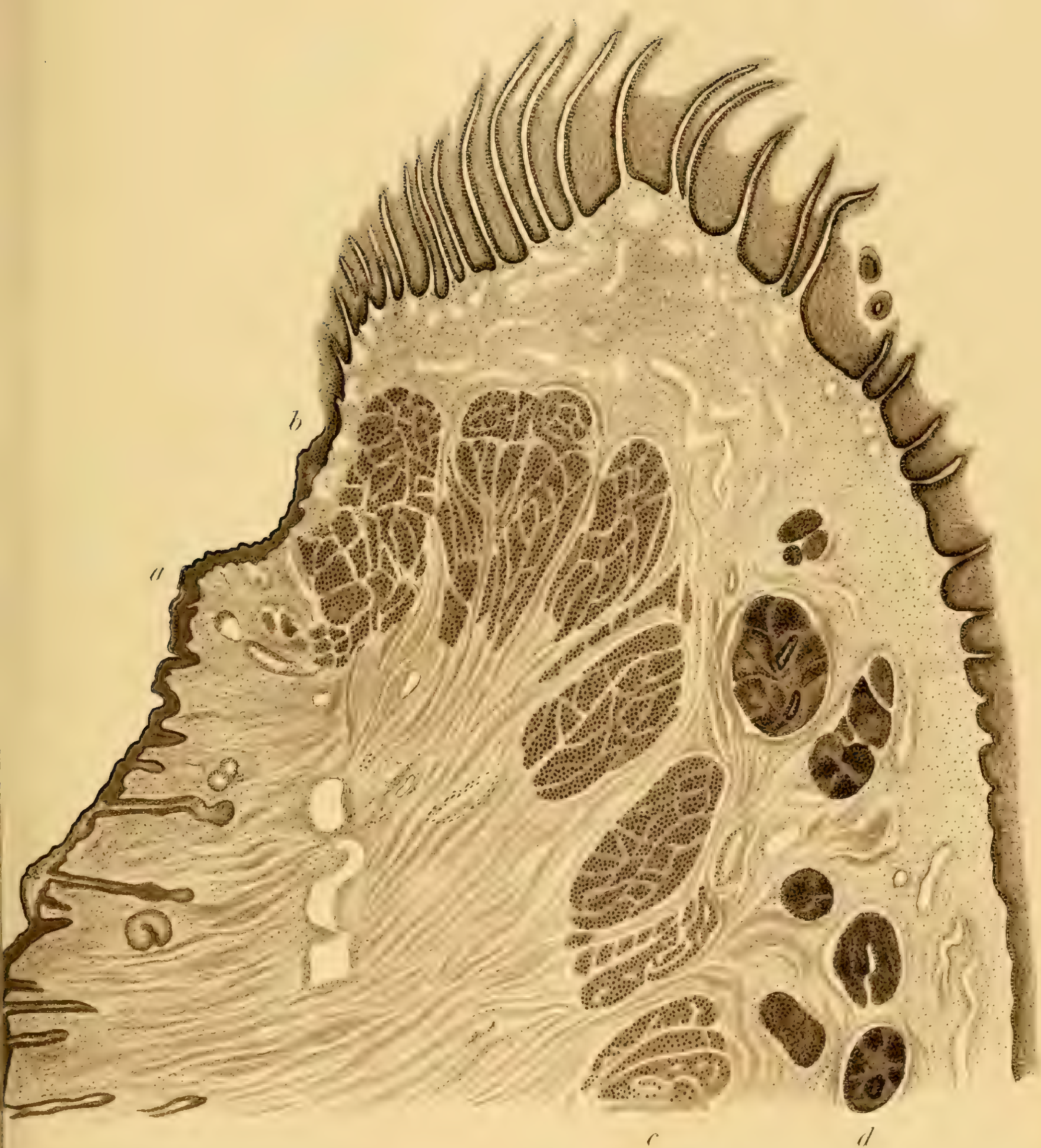
Fig. 1.

Gesamter Zottenbesatz des Vestibulum oris des Neugeborenen. (Fall D) Vergr. ca. 1, 3 fach. Bei a Mündung des Ductus parotideus.

licher als rechts; es entstanden dort im ganzen vier Zacken. Der untere Kontur zeigte auf beiden Seiten die gleichen scharf



2



1
b
a
c
d

ausgeprägten Verhältnisse, d. h nachdem er gerade unterhalb der Mündung des Ductus parotideus den tiefsten Punkt erreicht hatte, stieg er nur noch einmal aufwärts, um dann bis zu dem hinteren Ende der Schleimhaut zum letztenmal abwärts zu ziehen. Wie die Zeichnung lehrt, ist das hinterste Ende der Zottenzone bedeutend breiter als das vordere. Ganz auffällig ist, dass in dem ganzen Streifen die Zotten am oberen Rand am niedrigsten, am unteren Rand, ganz besonders aber am hinteren Ende der Zone am höchsten waren. Überhaupt fanden sich die längsten Zotten am Mundwinkelende der Unterlippe, sowie anscheinend noch höher am hintersten Ende der Wangenschleimhaut. Betrachtet man das Gesamtbild der Lippen und Wangenschleimhaut, so fallen einem sofort die zackigen Grenzen des gesamten zottenbesetzten Streifens auf. Wir müssen hier noch bemerken, dass in der tiefen, keilförmigen, gegen den Mundwinkel gerichteten Einsenkung zwischen dem Zottenbesatz der Oberlippe und der ersten oberen Zacke des Wangenbesatzes jederseits noch feinste Höckerchen vorhanden waren, welche jedoch erst mit Mühe zu erkennen waren, wenn man den Alkohol von der Oberfläche der Schleimhaut abdunsten liess.

Fall E.

Dieses Präparat umfasst ebenfalls die gesamte Schleimhaut des Vestibulum oris nebst der entsprechenden äusseren Haut.

Die Wangenschleimhaut war auf der linken Seite etwas zerschnitten und besonders unten und hinten unvollständig. Auch hier waren die Zotten sehr gut erhalten. Doch war es wegen starker Faltung der Schleimhaut schwierig, die Grenzen des Zottenbesatzes in der Wangengegend genau zu bestimmen. In den Figuren 2 und 3 geben wir eine vergrösserte Abbildung der vorderen Seite des Mundes und des mittleren Abschnittes der hinteren Seite der Oberlippe.

1. Oberlippe.

Was zunächst die Oberlippe anbelangt, so ragten an dem Lippenrand (Berührungsstelle der Lippen) die Zotten am stärk-

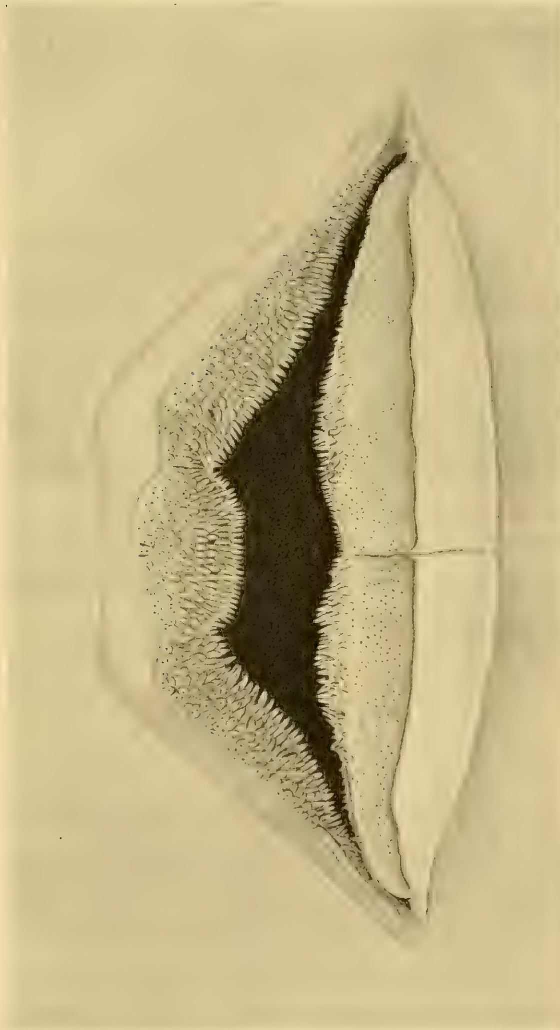


Fig. 2.

Gesamtansicht der Lippen eines Neugeborenen (Fall E) von vorne; die glatte Pars glabra ist scharf von der mit Zotten und Höckern versehenen Pars villosa geschieden. Das Tuberculum lab. sup. tritt deutlich als Teil der Pars villosa hervor. Die dunklen Pünktchen in der Mitte der Höcker und Zotten sind durch das Epithel durchscheinende Blutgefässe. Vergrösserung ursprünglich 6 fach, durch die Reproduktion reduziert auf 4 fach.

sten vor; sie besassen da die Länge von nahezu 1 mm. Ein höchstens 1 mm breiter, an die Pars glabra stossender Streifen besass kaum merkliche Höckerchen.

Mit der Lupe konnte man deutlich im Innern derselben einen dunkeln Punkt erkennen. Es handelt sich hier zweifellos um die durch das durchsichtige Epithel durchschimmernden Blutgefässe der zu den Höckern gehörigen Bindegewebspapillen der Tunica propria; dann kam ein noch schmälerer (etwa 0,5 mm breiter) Streifen mit etwas höheren Höckern, die aber nach innen zu schnell zu der extremen Zottenhöhe sich verlängerten.

Auf der inneren Seite der Lippe nahm die Zottenhöhe im allgemeinen ganz allmählich ab, bis schliesslich noch vereinzelte flache Höcker übrigblieben; doch war die Grenze des mit Zotten besetzten Schleimhautabschnittes gegen den zottenfreien Teil eine ziemlich bestimmte. Sahen wir uns die einzelnen Teile der Oberlippe etwas genauer an, so bemerkten wir, dass die Grenze zwischen Pars villosa und Pars glabra an der Grenze zwischen Lippenhöcker und seitlichen Abschnitten einen scharfen Winkel einwärts machte und dann das Tuberculum einen nach vorn konvexen Kreisbogen von etwa 2,5 mm Radius bildete. Die Grenze zwischen Pars glabra und der übrigen Haut zeigte in der Mittellinie eine leichte Ausbiegung nach unten. Infolgedessen war die Pars glabra in der Medianlinie nur 1,5 mm, dagegen an der Grenze zwischen Tuberculum und seitlichen Lippenabschnitten 3 mm breit und besass überhaupt hier die grösste Breite an der ganzen Oberlippe.

Wie Textfigur 2 lehrt, zeigen die Zottenverhältnisse, soweit sie von vorn sichtbar sind, in allen Teilen der Oberlippe ziemlich die gleichen Verhältnisse. Anders sieht es auf der inneren Seite aus (s. Textfigur 3).

Wir sehen, dass auch bei diesem Fall der Zottenbesatz des Lippenhöckers weiter hinauf reicht, als bei den seitlichen Abschnitten und überhaupt seitlich ziemlich scharf durch einen Winkel gegen die letzteren abgegrenzt ist. Das Frenulum labii superioris zieht am Lippenhöcker weit herab und bis zu der Stelle, wo sich Ober- und Unterlippe berühren, als feine Leiste

zu verfolgen. Auf den Seitenflächen finden sich nur gegen seine Basis zu unscheinbare Höckerchen; doch sieht man gegen den Lippenrand zu auch auf der Kante des Frenulums niedrige, dicht stehende Zotten auftreten. Jederseits vom Frenulum zieht ein verhältnismässig schmaler mit niedrigen höckerartigen, weniger dicht gedrängten Zotten besetzter Streifen aufwärts bis zur Umschlagstelle der Schleimhaut auf den Oberkiefer.

Was die seitlichen Abschnitte der Oberlippe betrifft, so sehen wir, dass, wie auf der hinteren Seite des mittleren, die Zotten

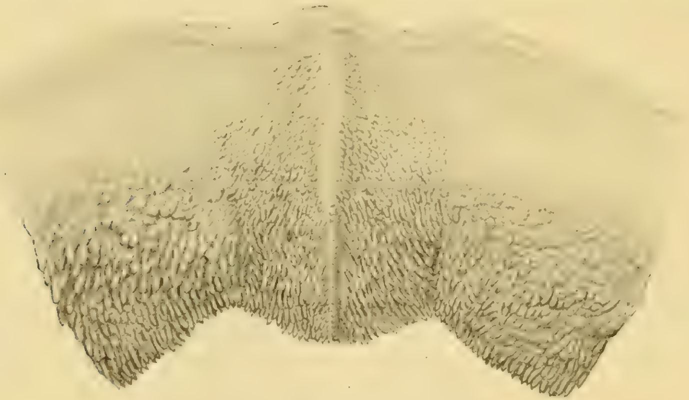


Fig. 3.

Oberlippe eines Neugeborenen (Fall E). Innere Seite. Der Zottenbesatz des mittleren Lippenabschnittes erstreckt sich seitlich vom Frenulum labii superioris bis zur Umschlagstelle der Schleimhaut und ist im übrigen von demjenigen des seitlichen Lippenabschnittes oben durch einen zottenfreien Winkel und unten durch eine scharfe Rinne geschieden. Vergrösserung ursprünglich 6 fach, durch die Reproduktion reduziert auf 4, 5 fach.

nach oben zu schnell niedriger werden und schliesslich als niedrige, spitze Höcker ein Gebiet einnehmen, welches ziemlich die gleiche Ausdehnung besitzt, wie der entsprechende Abschnitt in Fig. 1.

2. Unterlippe.

An der Unterlippe besass die Pars glabra dicht an der Medianebene eine höchste Breite von 2,8 mm.

An der Pars villosa sehen wir im Anschluss an die Pars glabra einen 1,5 mm breiten Streifen mit makroskopisch kaum erkennbaren Höckerchen, so dass der Streifen im allgemeinen nur wenig rauh erschien; dann traten deutlichere Höcker auf, welche schnell an Höhe zunahmen, aber in dem von vorn her sichtbaren Abschnitt nicht die Höhe der Oberlippenzotten erreichten.

Betrachtete man die Unterlippe von innen, so sah man, dass in der Medianlinie, wie in Fall D der Zottenbesatz am schmälsten und niedrigsten war. Gegen die Mundwinkel zu nahm das Zottenfeld an Breite zu; auch sahen wir gegen die Mundwinkel hin die Zotten an Höhe zunehmen. Ferner fanden wir jederseits etwa 21 mm von der Medianfläche entfernt, unmittelbar an der Berührungsstelle der beiden Lippen, ein kleines, etwa 2 mm breites Feld mit besonders hohen Zotten.

3. Wangenschleimhaut.

Uunmittelbar an den Zottenbesatz der Mundwinkel schloss sich derjenige der Wangen an, auch in diesem Falle bis zu dem hintersten Ende des Vestibulum oris reichend. Gegenden Zottenbesatz der Oberlippe war das Zottenfeld der Wange auch hier durch einen nur mit kaum merklichen Höckerchen versehenen spitzwinkligen Ausschnitt getrennt.

Die Grenze zwischen dem Zottenbesatz der Unterlippe und demjenigen der Wange war hier nicht so bestimmt, wie im Fall D. Die Verhältnisse waren hier nicht gut zu erkennen, da hier gerade eine sehr starke Faltung der Schleimhaut bestand.

Was nun die Ränder des Zottengebietes der Wange betrifft, so sah man auch hier eine zackenförmige Ausbiegung oben gegen die Mündung des Ductus parotideus hin. Überhaupt war die Gesamtausdehnung ziemlich die gleiche, wie bei dem vorigen Fall, so weit sich die Verhältnisse überhaupt beurteilen liessen.

Am höchsten waren die Zotten am unteren Rande des Besatzes und nahmen, wie im vorigen Fall, nach hinten an Höhe zu und man kann wohl sagen, dass die Zotten am hintersten Teil der Wangenschleimhaut zu den höchsten Zotten des gesamten Vestibulum oris gehörten.

Hervorzuheben ist noch zum Unterschied vom vorigen Fall, dass vom Mundwinkel aus ein 1,5 mm breiter, nur ganz niedrige Höckerchen aufweisender Streifen, von dem oberen und unteren Rand des Zottenbesatzes gleich weit entfernt bleibend, gerade nach hinten zog, ohne jedoch das hinterste Ende des Zottenbesatzes zu erreichen, d. h. hinten waren Zotten auch in der Mitte vorhanden.

Fall F.

Das Präparat stammte von einem nicht vollständig ausgetragenen Kinde und umfasste ebenfalls die gesamte Schleimhaut des Vestibulum oris nebst äusserer Haut.

Von der vorderen Seite betrachtet, zeigten sich an den Lippen die beiden scharf begrenzten Zonen: an der Oberlippe war die Pars glabra in der Mitte, d. h. zwischen Filtrum und Tuberculum am schmälsten (1,5 mm), seitlich davon, entsprechend der Grenze zwischen mittlerem und seitlichem Lippenabschnitt, am breitesten (3,2 mm), um gegen den Mundwinkel zu sich zu verschmälern. An der Unterlippe besass die Pars glabra in der Medianlinie eine maximale Breite von 2 mm um ebenfalls gegen den Mundwinkel zu, sich zu verschmälern. Zotten waren auf der Pars villosa von vornher nicht zu erkennen.

An der Oberlippe waren am mittleren Abschnitt und grössten Teile des lateralen Abschnittes Zotten überhaupt nicht vorhanden. Gegen den Mundwinkel zu konnte man jedoch ein dreieckiges, schräg lateral aufwärts ziehendes, mit unscheinbaren Zotten besetztes Feld wahrnehmen. An der Unterlippe und zwar am Rande waren, der Pars villosa entsprechend, im allgemeinen

nur unscheinbare Höckerchen nachweisbar, welche jedoch gegen den Mundwinkel zu in deutlich ausgebildete Zotten übergingen. Hier reichte auch der Zottenbesatz weiter abwärts und bildete, wie bei den Fällen D und E, ein scharf begrenztes dreieckiges, mit der Spitze abwärts gerichtetes Feld.

Der Zottenbesatz der Wange verhielt sich im allgemeinen wie in Fall D, d. h. er war durch tiefe zottenfreie Winkel von dem Besatz der Lippen bis auf einen schmalen Isthmus getrennt und schickte einen Zipfel bis zur Mündungsstelle des Ductus parotideus. Die Zotten waren am unteren Rand des ganzen Streifens am höchsten entwickelt.

Vergleicht man die Fälle D, E und F mit einander, so sieht man, was die Wangenschleimhaut anbelangt, keine wesentlichen Unterschiede. Wir stehen deshalb nicht an, den abgebildeten Fall D als typischen anzusehen.

II. Mikroskopische Verhältnisse.

1. Sagittalschnitte der Oberlippe.

Von einem dem Mundwinkel nahe gelegenen Stück der Oberlippe von Fall A wurde eine Sagittalschnittserie angefertigt und zunächst auf die Ausdehnung der von Neustätter beschriebenen Zonen untersucht. Wir konnten, wie bei der makroskopischen Betrachtung der unzerschnittenen Lippen auch hier durchaus scharfe Grenzen zwischen Lippensaum und übrigen Abschnitten deutlich erkennen (s. Tafelfigur 1). Von den letzten Haar- und Talgdrüsen bis zu der durch eine scharfe Rinne markierten Stelle, wo die Hornschicht verschwindet und dem bekannten hellen Epithel, das v. Ebner mit Knorpel vergleicht, findet sich eine Strecke von ca. 1,5 mm. Hier kommt der nach aussen umbiegende Rand des Musculus sphincter oris dem Epithel sehr nahe, während an allen übrigen Teilen des Lippendurchschnittes derselbe vom Epithel weit entfernt liegt. Der

eben beschriebene Abschnitt entspricht der Pars glabra resp. dem Abschnitt des Lippensaumes von Neustätter.

Sowie die Hornschicht aufhört, nimmt das Epithel an Dicke zu und zwar anfangs ganz allmählich; in einer Entfernung von 0,6 mm erreicht das Epithel jedoch schnell seine grösste Dicke. Dieselbe erreicht (von der Epithelbasis bis zu der allgemeinen, zwischen den Zotten gelegenen Epitheloberfläche gemessen) ein Maximum von ziemlich genau 0,5 mm in ihrem mittelsten Abschnitt. Dieser mit sehr dicker Epithellage versehene Abschnitt besitzt eine sagittale Ausdehnung von 1,6 mm und endigt auf dem höchsten Punkt der Lippe. Von hier nimmt die Dicke des Epithels anfangs schneller, bald aber etwas langsamer ab.

Untersuchen wir nun die einzelnen Abschnitte besonders mit Rücksicht auf Papillen und Zotten, so finden wir in dem haar- und drüsenfreien, aber noch mit verhorntem Epithel versehenen Abschnitt (Pars glabra) nur ganz flache Papillen, deren Basis meist breiter als die Höhe ist, und welche kaum bis zur Mtte der gesamten Epithellage reichen, oft sogar nur das basale Drittel derselben in Anspruch nehmen.

In dem folgenden Abschnitt (vorderster Teil der Pars villosa) werden die Papillen allmählich höher und zeigen die Tendenz mit ihren Enden leicht nach vorn umzubiegen; weiterhin kommen die Enden der Epitheloberfläche ziemlich nahe und können hier ganz unbedeutende Vorragungen des Epithels verursachen. In dem folgenden mit der dicksten Epithellage versehenen Abschnitt werden die Papillen immer höher, so dass sie schliesslich stark über die allgemeine Epitheloberfläche vorragen und somit die Grundlage echter Zotten bilden, welche gewöhnlich zugespitzt enden und mehr oder weniger nach hinten umgebogen sind. Auch jenseits des höchsten Punktes des Lippenquerschnittes sind die Zotten noch recht hoch (s. Tafelfig. 1). Die Höhe der Zotten nimmt nun verhältnismässig schnell ab, um schliesslich

nur noch als unscheinbare Höckerchen zu erscheinen. Je näher die Schnitte dem Mundwinkel liegen, um so weiter reichen die Zotten, resp. Höcker herab. Nun werden die, die allgemeine Epitheloberfläche nicht mehr erreichenden Papillen immer niedriger, bis sie schliesslich als flache, unscheinbare Höcker kaum noch den Namen „Papillen“ verdienen. Es geht aus der Beschreibung der makroskopischen und mikroskopischen Verhältnisse hervor, dass die Zotten viel reichlicher vorhanden sind, als es E. Klein (14) angiebt.

Sagittalschnitte anderer Fälle ergaben im wesentlichen die gleichen Verhältnisse.

Wenn wir soeben von mehreren Abschnitten der Pars villosa sprachen, so wollen wir nicht damit gesagt haben, dass es sich um prinzipiell verschiedene Teile handle, sondern ein Teil geht allmählich in den anderen über; nur in dem abgebildeten Fall A traten die Grenzen durch Knickungen der allgemeinen Grenzlinie zwischen Epithel und Bindegewebe schärfer hervor, während in anderen Fällen diese Linie im allgemeinen ganz gleichmässig gebogen war, so dass es unmöglich gewesen wäre, scharfe Grenzen für besondere Abschnitte der Pars villosa anzugeben; eine scharfe Grenze ist eben nur zwischen Pars glabra und Pars villosa vorhanden.

Was die feineren Epithelverhältnisse der beiden Abschnitte anbelangt, so sind dieselben von E. Klein (14) und Neustätter (23) so eingehend behandelt worden, dass es überflüssig ist, hier weiter darauf einzugehen. Etwas anderes ist es mit den speziellen Zottenverhältnissen, besonders was Unterschiede im Durchmesser, sowie in der Anordnung der Blutgefässe im bindegewebigen Teil derselben, sowie die Beziehungen von Nachbarzotten an ihrer Basis zu einander anbetrifft.

Dergleichen lässt sich am besten an Flachschnittserien erkennen.

2. Flachschnittserie der mittleren Partie der Oberlippe von Fall A.

Von der Oberlippe und zwar von einem grösseren mittleren Abschnitt im Zusammenhang mit einem bis zum Mundwinkel reichenden Teil (der andere Mundwinkel wurde, um nicht zu lange Schnitte zu erhalten, abgetrennt) wurde eine Tangential-

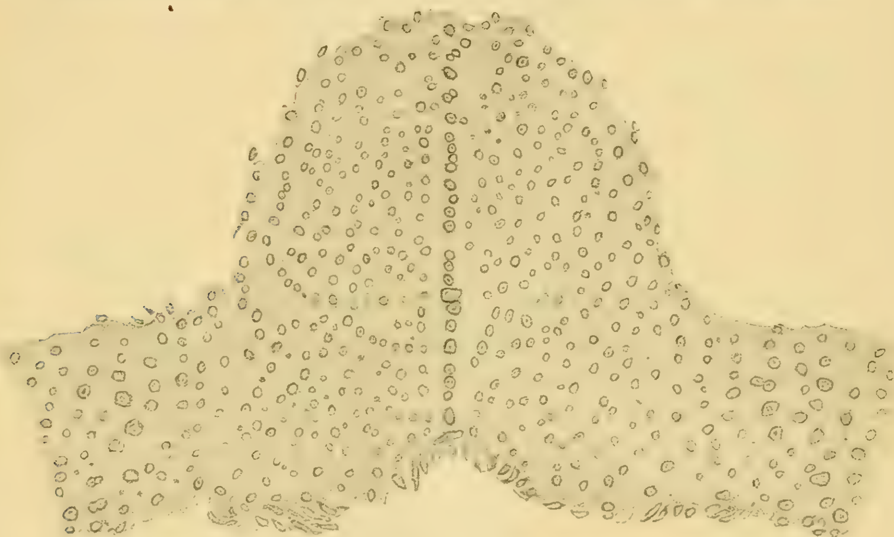


Fig. 4.

Flachschnitt vom Rande der Oberlippe eines Neugeborenen (Fall A). Der graue Grund der Abbildung nebst den dunkel punktierten Ringen entspricht dem Epithel und zwar die punktierten Ringe dem unmittelbar an den Zottenpapillen (der hellere Ringinhalt) sitzenden Stratum cylindricum. Der untere mit Schrägschnitten von Zotten reich besetzte Rand der Figur entspricht der Innenseite, der obere Rand der vorderen Seite der Lippe und zwar der grosse runde Höcker in der Mitte dem Tuberculum labii superioris. Die mediane Reihe von Zottenpapillen tritt besonders deutlich hervor. Vergrösserung ursprünglich 22 fach durch die Reproduktion reduziert auf 15 fach.

schnittserie angefertigt und zwar tangential zum Lippenrand, so dass die Schnittebene auf der vorderen und hinteren Lippenoberfläche annähernd senkrecht stand. Hier zeigte sich zunächst (s. Textfig. 4) bei makroskopischer Betrachtung und zwar an Schnitten, welche nur Epithel und Bindegewebspapillen ent-

hielten, eine der Medianebene entsprechende, feine dunkle Linie, welche wir anfangs für ein durch eine Messerscharte verursachtes Kunstprodukt hielten, wogegen jedoch der Umstand sprach, dass die Linie von einem hellen breiteren Streifen begleitet war. Bei Lupenvergrösserung erkannten wir jedoch, dass es sich durchaus nicht um ein Kunstprodukt, sondern um eine einfache Reihe dicht stehender Papillenquerschnitte handelte, und zwar war der Durchmesser derselben erheblich grösser, als derjenige aller übrigen Papillenquerschnitte des medianen Lippenabschnittes, während jedoch im lateralen Lippenabschnitt sich zahlreiche Querschnitte gleichen Durchmessers fanden. Zugleich zeigte sich in Übereinstimmung mit der makroskopischen Beobachtung, dass sich jederseits von der medianen Papillenreihe ein schmaler, von Papillen fast vollständig freier Streifen (nur gegen die Pars glabra hin zeigten sich ganz vereinzelte Papillenquerschnitte) entlang zog, dass ferner die Papillen des gesamten medialen Abschnittes schmäler waren und erheblich dichter standen, als im lateralen Lippenabschnitt. Verfolgten wir nun die einzelnen Schnitte gegen den oberflächlichsten hin, bis auch die zu den Zotten gehörigen Epithelmassen sich von der allgemeinen Epitheloberfläche abhoben, so fanden wir, dass die Zotten der medianen Reihe an ihrer Basis mit ihrer Oberfläche unmittelbar aneinander stiessen, und dass die Enden plump abgerundet waren, während die erheblich schlankeren Zotten jenseits der beiden zottenfreien Streifen spitz zuliefen, länger vorragten und sich deshalb gewöhnlich seitlich umgelegt hatten, was bei den kürzeren, gedrungeneren medianen Zotten nicht eintreten konnte. Unwillkürlich drängte sich der Vergleich mit den Zungenpapillen auf und zwar der medianen Zotten mit den Papillae fungiformes und der übrigen mit den filiformes.

Doch muss bemerkt werden, dass der Unterschied bei den Lippenzotten nicht so bedeutend ist, wie bei der Zunge. Verfolgt man umgekehrt die Schnittserie nach der Tiefe zu, so sieht

man, wie die bindegewebigen Teile der medianen Zottenreihe zuerst miteinander zu einem Bindegewebsstreifen verschmelzen, was bei den übrigen Zotten erst mehrere Schnitte weiter eintritt Mit anderen Worten: in der Medianlinie erhebt sich die Tunica propria des Tuberculum labii superioris in Gestalt einer Leiste, welche bis in die Nähe der Pars glabra reicht, wo sie jedoch nicht mehr so deutlich ausgeprägt ist, und mit dicht stehenden plumpen Zotten besetzt ist. Je weiter man die Leiste auf der inneren Seite aufwärts verfolgt, um so mehr erhebt sie sich und geht ohne Grenze in das Frenulum labii superioris über, wobei die Zotten auf ihr allmählich niedriger werden, um schliesslich einfachen Bindegewebspapillen Platz zu machen, welche schon in einiger Entfernung von der allgemeinen freien Epitheloberfläche endigen.

Das Frenulum labii superioris erstreckt sich also in diesem Fall in gewissem Sinne auf das Tuberculum labii superioris bis in die Nähe der Pars glabra.

Berücksichtigen wir nun noch bei der Untersuchung der Serie die Beziehungen der übrigen Zotten zu einander, so zeigt sich auch bei ihnen die Tendenz zu Reihenbildungen, was besonders hervortritt, wenn man die Zotten, resp. ihren bindegewebigen Abschnitt bis zur allgemeinen Epithelbasis hin verfolgt; man sieht dann, dass die Bindegewebsmassen beim Übergang in das allgemeine Bindegewebe hauptsächlich in Sagittalebenen miteinander verschmelzen, was im Bereich des mittleren Lippenabschnittes und zwar besonders gegen die Pars glabra hin am deutlichsten hervortritt. Im lateralen Lippenabschnitte kann man zwar auch reihenweise Verschmelzung der Bindegewebsmassen an den Papillenbasen ganz gewöhnlich beobachten, doch ist eine bestimmte Richtung nicht bevorzugt und man bemerkt, dass die niedrigen Bindegewebsleisten kurz vor ihrem Übergang in die allgemeine Tunica propria ein grobes unregelmässiges Netz bilden.

Untersuchen wir nun noch die Gefässverhältnisse der Zotten, so finden wir auch hier einen wesentlichen Unterschied zwischen der medianen Zottenreihe und den übrigen. Im allgemeinen findet man nämlich in allen Zotten zwei dicht aneinander gedrängte muskellose Gefässe, von denen das eine (Vene) erheblich dicker zu sein pflegt, als das andere (Arterie). Man kann die beiden durch die ganze Zotte hindurch verfolgen. Hie und da, besonders nahe an der Zottenspitze hängen die beiden Gefässe durch kurze Kapillaren zusammen, welche jedoch die beiden Hauptgefässe nicht unmittelbar an ihrer Berührungstelle miteinander verbinden, sondern im Bogen dicht unter dem Zottenepithel hinziehen. In dem kegelförmigen Basalabschnitt der bindegewebigen Zottenpapille treten die Kapillaren etwas reichlicher auf und bilden (im Schnitt) einen unter dem Epithel gelegenen Kranz um die centralen Hauptgefässe herum.

In den Zotten der medianen Reihe sind die Kapillaren dagegen viel reichlicher und zwar durch die ganze Länge derselben. Dies gilt auch für die äusserste Spitze der bindegewebigen Grundlage. Während man hier bei den übrigen Zotten meist nur eine einzige Kapillarschlinge findet, zeigen sich solche in den medianen Zotten meist in grösserer Zahl, z. B. vier bis fünf nebeneinander, und es kann vorkommen, dass die Kapillarschlingen in Büscheln geteilt sind, zwischen welche sich das Epithel einsenken kann; so fanden wir in einem Fall drei solcher Büschel resp. Sekundärpapillen. Dieses reichlichere Vorhandensein von Kapillaren nahe der Zottenspitze bedingt die dickere plumpere Form derselben. Es muss hier noch bemerkt werden, dass die dickeren Zotten des lateralen Oberlippenabschnittes an Reichlichkeit der Kapillaren ungefähr in der Mitte stehen zwischen den medianen Zotten und den übrigen, dünnen Zotten des medialen Lippenabschnittes.

Die Untersuchung von Flachschnitten einer anderen Oberlippe ergab die gleichen Verhältnisse, besonders was die mediane

Zottenreihe anbelangt. Es ist also überflüssig, auf eine genauere Beschreibung dieser Serie einzugehen.

3. Flachschnittserie des Unterlippenrandes von Fall A.

Auch von ihrem Rande haben wir eine Tangentialschnittserie angefertigt.

Eine genauere Untersuchung des der Medianebene entsprechenden Abschnittes ergab ausser dem Vorhandensein von Zotten im allgemeinen keine besonderen Einrichtungen. Auch hier zeigen, wie es zuerst Henle (3) und dann Blaschko (2) im allgemeinen für die Pars villosa angaben, bei ihrem Übergang in die Tunica propria der Lippe die bindegewebigen Abschnitte grössere Neigung, an der Basis in sagittaler Richtung miteinander zu verschmelzen. Dies ist in der Mitte der Lippe weniger gut ausgeprägt als seitlich, wo auf grössere Strecken hin die Tunica propria der Lippe regelmässig angeordnete parallele Leisten bildet, welche in den Tangentialschnitten als schmale parallele Bindegewebsstreifen erscheinen und auf deren Kamm die bindegewebigen Zottenabschnitte aufsitzen.

Häufig sieht man bei der Verfolgung einzelner Schnitte zwei Zottenpapillen sehr nahe beieinander stehen und bald höher, bald tiefer zu einer Masse verschmelzen. Bei dem Hervortreten über die allgemeine Epitheloberfläche können die beiden Papillen von einer gemeinschaftlichen Epithelmasse bis zur Spitze hinauf zu einer Zotte vereinigt werden. Doch kann es auch zur Bildung von zwei gesonderten Zottenspitzen kommen. Auch kommt es vor, dass eine der beiden Papillen weniger weit vorragt, als die andere, und dicht neben dieser aufsteigt, um, ohne eine Spaltung der gesamten Zotten zu verursachen, bald zu endigen.

Zwischen den eigentlichen Zotten finden sich häufig Papillen,

welche nicht bis zur allgemeinen Epitheloberfläche reichen, und somit zur Bildung von Zotten keine Veranlassung geben. Sie können selbst an der Basis sehr schmal sein.

Was die Durchmesser der Zottenpapillen anbelangt, so sind dieselben sehr variabel. So kann eine Papille mehr als doppelt so dick sein, als ihre Nachbarin; z. B. fanden wir an zwei Papillenquerschnitten, welche aus einer dicht unter der freien Epitheloberfläche gelegenen Ebene stammten einen Durchmesser von 30 resp. 76 μ. In den dünneren Papillen finden sich auch hier gewöhnlich zwei Gefässe: ein dickeres (Vene) und ein dünneres (Endarterie), welche gegen die Zottenspitze dünner, also zu Kapillaren werdend, ineinander übergehen, wie dies auch E. Klein angiebt. Bei den dickeren kann man in allen Teilen, somit auch unmittelbar an der Spitze, mehr oder weniger reichliche Kapillaren beobachten. In dem kegelförmigen basalen Papillenabschnitt sieht man, wie wir das bei der Oberlippe beschrieben haben, nahe dem Epithel einen Kranz von Kapillaren.

Mit Rücksicht auf die Bemerkung Kleins (14), dass er nicht wisse, ob in allen Papillen Blutgefässe vorhanden seien, möchten wir betonen, dass gefässfreie Papillen resp. Zotten sicher nicht existieren; auch dringen die Gefässe ausnahmslos bis zur Papillenspitze vor.

Was das Vorhandensein von Bindegewebe in den Zotten anbelangt, so sei hervorgehoben, dass auch in den freien Zottenabschnitten zwischen den Blutgefässen Kerne vorhanden sind, welche augenscheinlich zu den Gefässwänden nicht gehören. Sie liegen in den kleineren Papillen, hauptsächlich in den Rinnen zwischen den beiden sich unmittelbar berührenden, drehrunden Hauptgefässen an der konkaven, basalen Epithelfläche, welche im allgemeinen nicht die Tendenz zeigt, der Gefässoberfläche zu folgen, also in die Rinnen nicht vordringt. Man kann übrigens an den Zottenschnitten unter günstigen Verhältnissen Querschnitte feiner Bindegewebsfasern in den Gefässrinnen

erkennen. Im basalen, kegelförmigen Papillenabschnitt ist das Vorhandensein von Bindegewebe schon bei mittlerer Vergrösserung leicht zu erkennen.

4. Frontalschnitt der Wangenschleimhaut von Fall E.

Zur Untersuchung der Wangenschleimhaut haben wir ein Stück gewählt, welches die Mündung des Ductus parotideus und ausser dem zottenbesetzten Streifen noch einen oberen und unteren zottenfreien Abschnitt enthielt. Wir wählten eine Schnittrichtung senkrecht zur Hauptausdehnung des zottenbesetzten Schleimhautstreifens, also annähernd frontal.

Was zunächst die zottenfreien Abschnitte betrifft, so fanden sich hier Bindegewebspapillen mit breiter Basis und höchstens bis zur Mitte der gesamten Epitheldicke hinaufreichend. Stellenweise erhob sich das Stratum proprium nur in Gestalt von unscheinbaren Höckerchen. Nur ausnahmsweise und zwar im oberen glatten Abschnitte reichten die Bindegewebspapillen bis nahe an die Epitheloberfläche. In einer Serie von 15 Schnitten (20 μ dick) fanden wir hier nur eine einzige echte Zotte von mittlerer Höhe.

Was nun den zottenbesetzten Streifen betrifft, so markierte derselbe sich im Schnitt schon makroskopisch, als ziemlich scharf begrenzter, über die übrige Schleimhaut deutlich vorragender, flacher Wulst. Bei schwacher Vergrösserung liess sich erkennen, dass die Hervorragung durch eine grössere Dicke der Tunica propria, sowie des Epithels bedingt ist und zwar ist die Bindegewebslage hier etwa dreimal so dick, als in dem oberen zottenfreien Schleimhautabschnitt.

Den Gehalt an elastischen Fasern untersuchten wir an Orceinpräparaten. Da es sich um Schnitte durch die ganze Wange handelte, konnten wir leicht die Schleimhaut mit der äusseren Haut in Bezug auf den Gehalt an elastischen Fasern vergleichen. Es zeigte sich nun die Haut sehr reich an feineren

und gröberen elastischen Fasern, welche in verschiedener Richtung sich durchflochten. Dicht unter dem Epithel waren die Fasern weniger zahlreich vorhanden, während sie sonst ziemlich reichlich angeordnet waren. Von der Haut aus drangen Bindegewebsbündel mit vielen im allgemeinen feinen, elastischen Fasern in die Fettmassen hinein und weiter zwischen die Bündel des M. buccinator. Gegen die Schleimhaut zu wurden die elastischen Fasern spärlicher. Auf der Schleimhautseite des M. buccinator zeigten sich vereinzelte Züge von meist feinen, elastischen Fasern. In der eigentlichen Schleimhaut sind durchweg die elastischen Fasern erheblich weniger reichlich als in der äusseren Haut; da fanden sich Unterschiede zwischen der zottentragenden und der übrigen Schleimhaut. In der letzteren waren feinere und gröbere elastische Fasern deutlich zu erkennen, doch nahmen sie gegen das Epithel zu an Reichlichkeit so sehr ab, dass man hier nur ganz vereinzelte Fasern fand, die so fein waren, dass man sie nur erkennen konnte bei stärkster Vergrösserung. Im zottenbesetzten Streifen fanden sich etwas reichlichere feinere Fasern mehr in einer mittleren Zone. Äusserst spärlich und am feinsten waren sie in einer oberflächlichen Schicht. Am besten erkannte man sie hier noch mit Ölimmersion; häufig fand man sie in einer Lage dicht unter dem Epithel und konnte sie auch in die Zotten eindringen sehen. Doch war es uns nicht gelungen sie bis zur Höhe der allgemeinen Epitheloberfläche zu verfolgen. Die freien, vorragenden Zotten schienen demnach frei von elastischen Fasern zu sein. Die Verhältnisse sind also im allgemeinen, wie sie von v. Ebner in Koellikers Handbuch der Gewebelehre des Menschen (6.) für die Lippen beschreibt.

Die Zotten selbst stehen ziemlich dicht und ragen im allgemeinen bis zu 0,5 mm über das allgemeine Epithelniveau vor. Wir müssen hierzu jedoch bemerken, dass in dem Fall D, makroskropisch betrachtet, die Zotten erheblich länger erscheinen, als

im zweiten mikroskopisch genau untersuchten Fall[1]. Am reichlichsten standen sie, wie das schon aus der makroskopischen Untersuchung der gesamten Schleimhaut hervorging, an den Rändern des zottenbesetzten Streifens und zwar besonders dem unteren. In der Mitte des Streifens waren sie am niedrigsten. Ja man sah gewöhnlich Bindegewebspapillen, welche nicht bis zur allgemeinen Epitheloberfläche vorragten und diese kaum merklich vortrieben. Diese Papillen standen vielfach so dicht, dass sie in ihrem mittleren Abschnitt meist nur 50 μ voneinander entfernt waren.

Der feinere Bau der Zotten ist im wesentlichen derselbe wie bei den Lippen.

Was das Epithel der Wangenschleimhaut im allgemeinen betrifft, so besass dasselbe in einiger Entferung vom zottenbesezten Teil eine Höhe von 100—120 μ. Gegen den zottenbesetzten Streifen hin nahm dasselbe an Höhe zu, um im Streifen selbst zwischen den Zotten eine Höhe bis 520 μ zu erlangen.

Die in der Zeichnung im oberen zottenfreien Abschnitt vorhandenen flachen Epithelvorragungen sind augenscheinlich nicht Zotten, sondern Faltungen der Schleimhaut. Der Wulst über dem Ductus parotideus entspricht dagegen dem in Textfigur 1 abgebildeten, die Mündung des Ductus umgebenden Wall.

Mit Rücksicht auf die verhältnismässig scharfe Begrenzung und Beschaffenheit des gesamten zottenbesetzten Abschnittes der Wangenschleimhaut möchten wir für denselben die Bezeichnung Torus villosus mucosae buccalis vorschlagen.

III. Schlussbetrachtung.

Zum Schlusse möchten wir noch kurz auf die Frage eingehen, ob die Pars villosa der Lippen, die von verschiedenen

[1] Der erste Fall wurde histologisch nicht verarbeitet, da das ganze Präparat, als makroskopisches Sammlungspräparat aufbewahrt werden sollte.

Seiten als Schleimhaut bezeichnet worden ist, zu dieser oder zur äusseren Haut zu rechnen sei oder ob sie eine ganz eigene Stellung einnehme.

O. Neustätter (23) bemerkt hierzu in seiner eingehenden Arbeit: „Danach würden wir also die hintere Zone als ein Derivat der Schleimhaut bezeichnen müssen, was ja durch die namentlich direkt nach der Geburt vorhandene ausserordentliche Ähnlichkeit schon von vornherein sehr wahrscheinlich war. Es wäre hier nur noch zu bestimmen, ob es sich nicht um ein Stück Schleimhaut selbst handelt (Rauber). Das ist nach unserer Ansicht nicht der Fall.“ Wir können nun dem ersten Satz durchaus beipflichten. Etwas anderes ist es mit der letzten Bemerkung. Vergleichen wir, um unsere Stellung zu der darin ausgesprochenen Ansicht zu präzisieren, die Pars villosa mit der Wangenschleimhaut und zwar speziell dem Torus villosus, so sehen wir im wesentlichen die gleichen Verhältnisse: das helle Epithel, sowie das Vorhandensein von Zotten. Dazu kommt ferner das Übergreifen des Zottenbesatzes der Pars villosa im engeren Sinne (d. h. des zwischen Pars glabra und Berührungsstelle der Lippen gelegenen Streifens) auf die hintere Seite der Lippen bis hinauf zur Umschlagsstelle der Schleimhaut (wenigstens neben dem Frenulum).

Da nun wohl niemand und selbst nicht Neustätter zögern wird, die die Wangen innen überziehende Haut, sowie die Gegend um das Frenulum labii superioris herum, als Schleimhaut zu bezeichnen, so glauben wir berechtigt zu sein, die Pars villosa bis zur Pars glabra hin nicht nur als Derivat der Schleimhaut, sondern als einen Teil der Schleimhaut selbst zu bezeichnen. Hebt ja doch selbst Neustätter (23) Seite 383 unter 4: „die ausserordentliche makroskopische und mikroskopische Ähnlichkeit der hinteren Zone“ (d. h. also der Pars villosa) „mit der Schleimhaut“ hervor.

Gegen die Auffassung der Pars villosa als Schleimhaut könnte man die Thatsache noch ins Feld führen wollen, dass später besonders an der Oberlippe in dieser Gegend gelegentlich zahlreiche Talgdrüsen auftreten können. Nun hat aber A. Krakow (16), der unter L. Stieda arbeitete „in seiner Dissertation nachgewiesen, dass in der Wangenschleimhaut reichliche Talgdrüsen bei 30 % aller von ihm untersuchten Erwachsenen vorkommen und zwar wie seine Abbildung zeigt, in einem Streifen, der unserem Torus villosus entspricht. Dieser Einwand wäre somit hinfällig.

In betreff des Schicksals der Pars villosa sind wir durchaus der Ansicht Neustätters (23) in dem er Seite 386 sagt: „Bei Annahme dieser Theorie, nach welcher die Doppellippe als ein dem Säugling speziell zukommendes und für seine Verhältnisse angepasstes Organ sich darstellt, erklärt sich ungezwungen auch noch ein weiteres: die Rückbildung dieser Verhältnisse beim Erwachsenen; bei ihm haben die Lippen nicht mehr diese Funktion und damit ist auch die Bildung, die für das Sauggeschäft berechnet ist, überflüssig geworden, es tritt eine Art Inaktivitätsatrophie ein".

Zum Schluss ist es mir eine angenehme Pflicht meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. K. W. Zimmermann für die Anregung zu dieser Arbeit, sowie für die freundliche Beihilfe mit Rat und That meinen aufrichtigen Dank auszusprechen.

Nachtrag.

Zu unserem grossen Bedauern erhielten wir erst nach vollständigem Abschluss dieser Arbeit Kenntnis von einer für uns wichtigen Arbeit von A. Stieda (40) „Über das Tuberculum labii superioris und die Zotten der Lippenschleimhaut des Neu-

geborenen". Er beschreibt die verschiedenen Zonen der Lippen beim Neugeborenen und besonders das Tuberculum labii superioris. Am letzteren findet er „in der Mitte eine etwas vorspringende, meist weisslich erscheinende Raphe, welch letztere sich nach hinten zur Mundhöhle hin allmählich etwas verbreitert und in das Frenulum superius übergeht". Histologisch scheint er das Gebilde nicht weiter untersucht zu haben. Es handelt sich offenbar um die von uns in Fig. 3 abgebildete und an Flachschnitten untersuchte, auf einer medianen Leiste sitzende Reihe von Zotten, die von den übrigen etwas verschieden sind. Besonders hervorheben möchten wir noch die Bemerkung auf S. 82: „Die Mundschleimhaut ist in der der Pars villosa angrenzenden Partie gleichfalls mit Zotten versehen. Weiter in der eigentlichen Mundschleimhaut fehlen die Zotten." Diese letztere Behauptung ist durch unsere Angaben über das Vorhandensein eines „Torus villosus" an der Wangenschleimhaut gründlich widerlegt.

Er untersuchte 179 menschliche Embryonen auf die Entwickelung des Tuberculum und der Lippenzotten. Von seinen Resultaten führen wir nur diejenigen, welche die Zotten betreffen, an: „3. Die Villositäten der Ober- und Unterlippe treten zuerst im vierten Monat ausnahmsweise, im fünften bei 50% und im sechsten Monat bei fast 75% der Fälle auf. Vom siebenten Monat an sind sie stets vorhanden."

Im histologischen Teil beschreibt er das Epithel der verschiedenen Zonen und besonders die Zotten genauer, ohne jedoch auf Unterschiede, besondere Gruppierung etc., einzugehen. Unsere Arbeit stellt somit eine notwendige Ergänzung der A. Stiedaschen dar.

Es bleibt noch übrig, das weitere Schicksal der Zotten genauer zu untersuchen. Es wäre dies eine dankenswerte Arbeit.

Erklärung der Tafelabbildungen.

Fig. 1. Sagittalschnitt durch den lateralen Teil der Oberlippe eines Neugeborenen (Fall A). Die haar-, drüsen- und zottenfreie, mit dunkler gefärbter, dünner Epithellage versehene Pars glabra (zwischen a und b), welche übrigens dem Rande des M. orbicularis oris sehr nahe kommt, ist bei b von der mit dickem helleren Epithel, sowie mit Zotten resp. hohen Papillen ausgestatteten Pars villosa durch eine Furche deutlich geschieden. Vergrösserung 25 fach. c M. orbicularis oris, d gemischte Drüsen der Lippenschleimhaut. Die frei vorragenden Teile der Zotten waren nach verschiedenen Seiten gebogen, so dass sie aus mehreren Schnitten rekonstruiert werden mussten. Zwei unmittelbar seitlich umgebogene Zotten erscheinen oben rechts im Querschnitt.

Fig. 2. Frontalschnitt durch die Wangenschleimhaut eines Neugeborenen (Fall E). Der Torus villosus (zwischen a und b) mit seinen Zotten, mit seinem höheren Epithel und seiner dickeren Tunica propria ist deutlich gegen die übrige Schleimhaut abgesetzt. Bei a (dicht am oberen Rande des Torus) ist der Ductus parotideus unmittelbar vor seiner Mündung getroffen. Bei b eine Drüse; Bindegewebe hellgrau; M. buccinator ist quergetroffen und erscheint dunkel gefeldert und grob punktiert; Fettgewebe netzartig, einige mit Blut gefüllte Gefässe enthaltend. Vergrösserung 14, 5 fach.

Litteraturverzeichnis.

1. Aeby, Ch., Der Bau des menschlichen Körpers. 1871.
2. Blaschko, A., Beiträge zur Anatomie der Oberhaut. Archiv f. mikroskopische Anatomie. 30. Bd. 1887.
3. Bock, C. E., Handbuch der Anatomie des Menschen. 1. Bd. IV. Aufl. 1849.
4. Böhm, A. u. Davidow, M., Lehrbuch der Histologie des Menschen. II. Aufl. 1898.
5. Brösike, Kursus der normalen Anatomie des menschlichen Körpers. 1889.
6. Ebner, V. v., Koellikers Handbuch der Gewebelehre des Menschen. VI. Aufl. 3. Bd. 1899.
7. Gegenbaur, C., Lehrbuch der Anatomie des Menschen. VII. Aufl. 2. Bd. 1903.
8. Gerlach, Handbuch der speziellen Anatomie des Menschen in topographischer Behandlung. 1891.
9. Henle, J., Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. 2. Bd. Eingeweidelehre. II. Aufl. 1873.
10. Hildebrand, O., Grundriss der chirurgisch-topographischen Anatomie mit Einschluss der Untersuchungen an Lebenden. II. Aufl. 1900.
11. Hoffmann-Rauber, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. II. Aufl. 1886.
12. Hyrtl, J., Lehrbuch der Anatomie des Menschen und der Tiere. 1857.
13. Derselbe, Handbuch der topographischen Anatomie. VII. Aufl. 1. Bd. 1882.
14. Klein, E., Zur Kenntnis des Baues der Mundlippen des neugeborenen Kindes (mit Taf. 1). Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. LVIII. Bd. Jahrgang 1868. Heft I bis V.
15, Derselbe in Stricker, Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Tiere. I. Bd. 1871.
16. Krakow, Die Talgdrüsen der Wangenschleimhaut. Inaug.-Diss. der medizinischen Fakultät zu Königsberg. 1901.

17. Krause, W., Handbuch der menschlichen Anatomie. 2. Bd. III. Aufl. 1879.
18. Leydig, Fr., Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. 1857.
19. Loewy, J., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Oberhaut. Arch. f. mikrosk. Anatomie. 37. Bd. 1891.
20. Luschka, H., Die Leichenveränderung der Mundlippen bei neugeborenen Kindern. Zeitschr. f. rationelle Medizin. Dritte Reihe. XVIII. Bd. 1863.
21. Derselbe, Die Anatomie des menschlichen Kopfes. 1867.
22. Merkel, Fr., Handbuch der topograph. Anatomie. 1. Bd. 1885—1890.
23. Neustätter, O., Über den Lippensaum beim Menschen, seinen Bau, seine Entwickelung und seine Bedeutung. Mit Tafel IX. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. 29. Bd. 1895.
24. Oppel, A., Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. VII. Teil. 1900.
25. Orth, J., Kursus der normalen Histologie. 5. Aufl. 1888.
26. Rauber, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. IV. Aufl. 1892.
27. Reinke, Fr., Kurzes Lehrbuch der Anatomie des Menschen für Studierende und Ärzte. 1899.
28. Richet, A., Traité pratique d'Anatomie médico-chirurgicale quatrième édition première partie. 1873.
29. Rüdinger, Topographisch-chirurgische Anatomie des Menschen. 1. Hälfte. 1874.
30. Schäfer-Krause, Histologie für Studierende. II. Aufl. 1889.
31. Schultze, O., Atlas und Grundriss der topographischen und angewandten Anatomie. 1903.
32. Sobotta, J., Atlas und Grundriss der Histologie und mikroskopischen Anatomie des Menschen. 1902.
33. Stieda, L. (Pansch), Grundriss der Anatomie des Menschen. 1900.
34. Stöhr, Ph., Lehrbuch der Histologie und der mikroskopischen Anatomie des Menschen. VII. Aufl. 1901.
35. Szymonowicz, Lehrbuch der Histologie und der mikroskopischen Anatomie. 1901.
36. Told, Lehrbuch der Gewebelehre mit vorzugsweiser Berücksichtigung des menschlichen Körpers. 3. Aufl. 1888.
37. Told-Langer, Systematische Anatomie des Menschen.
38. Testut, Z., Traité d'anatomie humaine, quatrième édition, tome quatrième. 1901.
39. Wertheimer, De la structure du bord libre de la lèvre aux divers âges. Arch. gén. de méd. 1883.
40. Stieda, A., Über das Tuberculum labii superioris und die Zotten der Lippenschleimhaut des Neugeborenen. Mit Tafel III. Anat. Hefte I. Abt. XLI. Heft. (13. Bd., H. 1).

Aus dem böhmischen Institute für normale Anatomie.
Direktor Prof. J. Janošík.

ÜBER DEN VERLAUF

DES

NERVUS INTERMEDIUS.

VON

K. WEIGNER,
PRAG.

Mit 8 Textfiguren und den Tafeln 6, 7/8 und 9.

Mit der Lösung der Frage, wie sich die Chorda tympan- zum Nervus facialis verhält, welche funktionelle Nervenfasern in ihr enthalten sind, in welcher Beziehung der Nervus facialis zum Nervus lacrimalis steht u. a. m., beschäftigten sich ebenso die Anatomen und Physiologen wie Kliniker und eine grosse Reihe von Arbeiten liefert den sicheren Beweis, dass immer noch gewisse Punkte übrig blieben, die eine Kontrolle oder Aufklärung erforderten; in vielen diesen Fragen wurde sogar bis heute Einheit und Übereinstimmung nicht erzielt. Indem ich dieses Thema vom anatomischen Standpunkte beim Menschen einer neuen Untersuchung unterwerfen wollte, begegneten mir solche Schwierigkeiten, dass ich mich gezwungen sah, dasselbe zuerst beim Ziesel zu lösen, wo die Verhältnisse der betreffenden Nerven keine so komplizierte Beziehungen aufweisen, wie beim Menschen. Ich bin weit davon entfernt die Befunde beim Ziesel direkt auf den Menschen zu übertragen, doch erzielte ich dadurch wenigstens einen methodischen Leitfaden, der mir das Studium der Verhältnisse beim Menschen erleichterte.

Ich erachte es als notwendig eine kurze Übersicht der mir zugänglichen Litteratur vorauszuschicken.

Nach Arnold (1) wird das Ganglion geniculi von den Fasern der kleineren Portion des Facialis gebildet, die der grösseren Wurzel gehen an diesem Ganglion vorüber und enthalten an dieser Stelle keine Ganglienkugeln. Der Antlitznerv steht an

der Spitze des Knies mit dem oberflächlichen grösseren Felsenbeinnerven in Zusammenhang. An dieser Verbindungsstelle treten einige Fäden von centralen Ende des Anlitznerven in den oberflächlichen Felsenbeinnerven ein und gelangen mit diesem bis in die Gaumennerven; auf anderer Seite empfängt der Facialis ein oder einige Bündel vom oberflächlichen Felsenbeinnerven, welche unmittelbar neben den vom Antlitznerven stammenden Fäden sich in diesen einsenken, quer durch das Knie verlaufen und den Antlitznerven durch den Fallopischen Kanal begleiten. Es fand somit durch diese Verbindung ein Austausch von Fäden zwischen dem Antlitznerven und dem zweiten Ast des Quintus statt; ersterer empfängt sensible Fasern und letzterer erhält für Gaumen motorische Elemente.

Die Chorda tympani gehört nach Arnolds (1) Untersuchungen ausschliesslich dem Antlitznerven und nicht, wie Cloquet (2), Ribes (2), Hirzel (2) annahmen, dem oberflächlichen Felsenbeinnerven vom zweiten Aste des Quintus an.

Ohne seine Meinung weiter zu begründen, erklärt Zlobikowski (3) die Chorda tympani für eine sensorische Wurzel des Nervus facialis aus dem Ramus III. Nervi trigemini.

Will man annehmen, dass die Papillae lenticulares der Zungenspitze ihre Geschmacksfasern auch vom Glossopharyngeus erhalten, so können die Fasern derselben nach Krause (4) dorthin nur durch Vermittelung des Nervus tympanicus, petrosus superficialis minor, facialis und Chorda tympani gelangen.

(Wenn ich in dieser Litteraturübersicht einige klinische Arbeiten anführe, die über die Beschädigungen des Geschmackssinnes handeln, dann findet es seine Berechtigung darin, dass der Chorda tympani allgemein die Bedeutung eines Geschmacksnerven beigemessen wird; wenn man über die Geschmacksfasern des vorderen Teiles der Zunge spricht, so handelt es sich gewöhnlich um die Chordafasern.)

Nach Sapolini (5) ist der Nervus petrosus superficialis major ein Ast des Nervus facialis, welcher nicht aus dem Ganglion geniculi hervorgeht, sondern demselben nur anliegt und sich als getrenntes Bündel bis zum Austritte des Nervus facialis aus dem Gehirne verfolgen lässt; derselbe senkt sich in das Ganglion sphenopalatinum ein, um dann mit dem Nervus pterygopalatinus in den weichen Gaumen zu gehen und diesem Fasern des Nervus facialis für seine Muskeln und des Nervus glossopharyngeus für seine Befähigung zu Geschmacksempfindung zuzuführen.

Frühwald (6) fand, dass der Nervus petrosus superficialis major, wie es schon Arnold (1), Longet (7), Lenck (7) und Valentin (7) angegeben haben, ein gemischter Nerv sei, indem der Facialis Bündel an dem Ganglion geniculi vorbei zum Petrosus superficialis major und dieser Zweige in die peripherische Bahn des Facialis sende. An einer grösseren Zahl von sorgfältig behandelten Präparaten, welche imbibiert und in Damarharz aufbewahrt wurden, konnten die Fasern des Petrosus major über die Grenzen des Ganglion geniculi hinaus nicht verfolgt werden.

Bernhardt (8) beobachtete einen Fall, wo bei einer Affektion des rechten Nervus trigeminus an der Basis cranii, bei welcher ein Verlust der Geschmacksempfindungen nur an den vorderen zwei Dritteln der entsprechenden auch ihrer Allgemeinempfindlichkeit beraubten Zungenhälfte eingetreten war, eine Intaktheit des Stammes des Nervus facialis mit voller Sicherheit angenommen werden darf. Bernhardt (8) hält für bewiesen, dass der Zungenast des Trigeminus geschmacksempfindende Fasern führt, wenn Chordafasern die Geschmacksempfindlichkeit der vorderen zwei Drittel der betreffenden Zungenhälfte beherrschen, erreichen diese Fasern durch den Stamm des Nervus trigeminus ihren Endpunkt im Centrum, mögen sie den Trigeminus nun auf der Bahn des Nervus vidianus und des Ganglion spheno-

palatinum oder auf anderen Wegen (Auriculo-temporalis) erreichen.

Nach einer Notiz von Frühwald (9) schickt der Nervus facialis ein Bündel an der vorderen und unteren Fläche des Ganglion geniculi vorbei in die Basis des Nervus petrosus superficialis major, während Rüdinger (10) u. a. an herausgenommenen imbibierten und imprägnierten Präparaten die Nervenbahn zwischen Facialis und Petrosus major durch Ganglienzellen vollständig unterbrochen fanden. Zur Zeit leitet man allerdings die motorischen Fasern des Azygos uvulae von jener Bahn des Nervus facialis ab, welche im Petrosus major, Nervus vidianus und Palatinus descendens zu dem genannten Muskel gelangt.

Biegelows (11) Ansicht über die Chorda tympani ist sehr verschieden von der geläufigen. Für ihn ist dieser Nervenstrang selbständig in seiner ganzen Ausdehnung. Er kommt nach ihm nicht vom Facialis, sondern von der Portio intermedia Wrisbergii und die Leitung für die Geschmacksempfindung rührt von dem Ganglion her, das ihm die letzten Fasern zuschickt.

Schwalbe (12) bespricht die Verhältnisse der in Rede stehenden Nerven folgend: Dem Nervus lingualis werden durch die Chorda Fasern aus der Bahn des Nervus facialis zugeführt, die sich mit den Lingualisfasern geflechtartig mischen und in der Bahn dieses Nerven 1. zu den vorderen Abschnitten der Zunge weiter ziehen, 2. sich zum Ganglion submaxillare abzweigen. Die Chorda enthält zwei verschiedene Faserkategorien: 1. centrifugal leitende Fasern, die Sekretionsfasern für die Glandula submaxillaris und sublingualis, die zweifellos dem Facialis angehören, 2. centripetal leitende Fasern, dem Geschmackssinn dienende. Das Ganglion geniculi entspricht morphologisch einem Spinalganglion, der Nervus intermedius, der sich vorzugsweise in das Ganglion einsenkt, ist als seine dorsale Wurzel aufzufassen, der übrige grössere Teil des Facialis als ventrale, ohne

dass mit dieser Annahme die sensible Natur des Nervus intermedius behauptet sein soll, über dessen physiologische Bedeutung nichts Sicheres bekannt ist. Mit Rücksicht auf die Abstammung der in der Chorda tympani enthaltenen Fasern ergiebt zunächst die anatomische Untersuchung, dass 1. konstant der grössere Teil ihrer Fasern oder alle centralwärts in die Bahn des Facialis übergehen, dass 2. in vielen Fällen (also nicht immer) ein kleines Bündel in peripherer Richtung im Facialis weiter verläuft. Die Chorda enthält: 1. sensible Fasern, deren Herkunft unsicher ist, 2. Geschmacksfasern, welche in der peripheren Ausbreitung des Nervus lingualis verlaufend, die Geschmacksempfindung auf der vorderen Zungenhälfte vermitteln. Ihre Herkunft ist der am meisten umstrittene Punkt in der Anatomie der Chorda. Dreien verschiedenen Nerven werden die Geschmacksfasern der Chorda zugeschrieben: 1. dem Facialis, es soll in diesem Falle der Nervus intermedius die Geschmacksfasern führen, 2. nach anderen ist der Nervus trigeminus mit den Geschmacksfasern für den vorderen Teil der Zunge ausgestattet, führt sie aber später der Bahn des Facialis zu und zwar nach Schiff (13): vom Lingualis durch die Chorda, den Facialis, Nervus petrosus superficialis major, Ganglion sphenopalatinum zum zweiten Aste des Trigeminus, nach anderen gelangen die Geschmacksfasern durch die Verbindung des Facialis mit dem Auriculotemporalis in dem dritten Ast des Trigeminus. Endlich werden (Brücke, Carl [14]) die Geschmacksfasern der Chorda auf den Nervus glossopharyngeus zurückgeführt. Es ist dies jedenfalls die natürlichste, ungezwungenste Annahme: aus der Chorda durch das Ganglion oticum, den Nervus petrosus superficialis minor, Plexus tympanicus und Ganglion petrosum zum Nervus glossopharyngeus, für einen anderen Teil der Fasern durch den Lauf der Chorda bis zum Facialis, bis zum Ganglion geniculi und von da durch den Ramus communicans cum Plexo tympanico zum letzteren und dem IX. Hirnnerven.

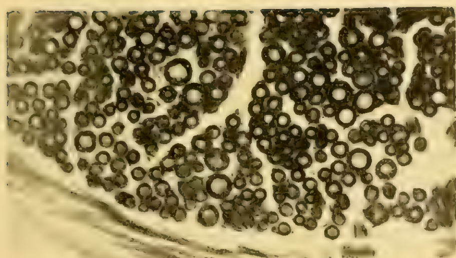
Nach Sapolini (15) wird das XIII. Hirnnervenpaar durch den Wrisbergischen Nerven und die Chorda tympani gebildet.

Nach Erlicki (16) finden sich im Verlauf des Nervus vestibularis eine grössere oder geringere Zahl kleiner Inselchen grauer Substanz. Die Struktur derselben zeigt ein doppeltes Netz von Fasern, wie die graue Substanz des Rückenmarks, ein bindegewebiges und ein nervöses, in dem letzteren sehr feine Nervenfasern, Ganglienzellen und Kerne. Die Zellen zeigen meist zwei Fortsätze. Aus diesen Zellen resp. Inselchen treten Fasern zum Nervus intermedius Wrisbergii; da dieser in das Ganglion geniculi des Facialis zum grössten Teil eintritt, besteht also zwischen Acusticus und Facialis eine viel engere Verbindung, als man bisher angenommen hat.

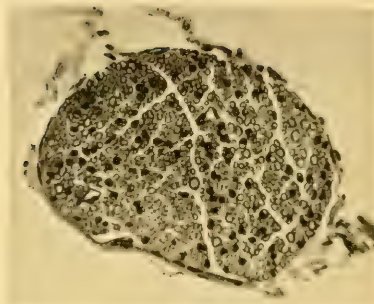
Rabl (17) führt den Beweis durch, dass der Facialis der Nerv des Hyoidbogens ist; wenn wir uns nach der Bedeutung und Ausbreitung der Facialisäste fragen, dann interessiert uns der Nerv des Steigbügelmuskels. Da der Steigbügel aus dem proximalen Ende des Blastems des Reichertschen Knochens hervorgeht, wird uns daher ganz begreiflich erscheinen, dass der Muskel, welcher diesen Knochen bewegt, von dem Nerv des Hyoidbogens, also vom Facialis versorgt wird. Schwieriger ist die Frage nach der Bedeutung der Chorda tympani; sie ist der Zeit nach der erste Nerv, der vom Facialis abgeht; ihr folgt etwas später in der Entwickelung der Nervus petrosus superficialis major. Bald nachdem sie entstanden ist, steht sie dem Hauptstamm des Facialis nicht beträchtlich an Stärke nach, zieht im flachen Bogen ventralwärts von der ersten Kiementasche nach vorn um sich im Unterkieferfortsatze des ersten Kiemenbogens zu verlieren. Später, einige Zeit nach der Entwickelung des Nervus petrosus superficialis major und nachdem sich die Chorda an den Nervus lingualis angelegt hat, bildet sich in ihrem Bereiche das Ganglion submaxillare. Dieses gehört also genetisch ausschliesslich der Chorda an. Noch später legen sich



1



3



2



5



4

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

die Chordafasern so innig dem Lingualis an, dass es Rabl (17) nicht mehr möglich war, sie von ihm zu unterscheiden.

Penzo (18) untersuchte das Ganglion geniculi, Nervus intermedius, Nervi petrosi superficiales, Chorda tympani und zwar beim Menschen, Pferde, Esel, Schwein, Schaf, Hund, Katze, Kaninchen, Ratte, Maus und Truthahn. Das Ganglion geniculi gehört hauptsächlich der kleinen Wurzel des Facialis an und verbindet sich mit dem Nervus petrosus superficialis major, Nervus intermedius und Chorda tympani. Von jedem Winkel des Ganglion kann man eine gewisse Anzahl des bezüglichen Nervenbündels teils gegen den einen, teils gegen den anderen der zwei übrigen Winkel verfolgen. Ein Bruchteil jedoch von je einem der genannten Bündel tritt in das Innere des Ganglion und verläuft nachher in einer Weise, welche weiter zu ermitteln Penzo (18) nicht gelingen wollte. Ob die Wurzel des Nervus intermedius in irgendwelchen Verbindungen mit den centralen Kernen des Glossopharyngeus stehe, hat der Autor in den Kreis seiner Untersuchungen nicht eingezogen.

Die grosse Wurzel des Facialis ist mit der Basis des Ganglion geniculi bloss durch wenige Fasern vereinigt. Innerhalb des Ganglion vermischen sich Bündelchen des Nervus intermedius mit anderen, der grossen Wurzel des Facialis angehörenden; andere ebenfalls dem Nervus intermedius eigene Bündelchen wenden sich dem Nervus petrosus superficialis major zu und setzen denselben zum Teil zusammen; endlich nehmen andere vom Nervus intermedius entsprossenen und zahlreichen Nervenbündelchen an der Bildung der Chorda tympani beträchtlich teil.

Der Nervus petrosus superficialis major enthält Fasern, welche vom Nervus intermedius zum Ganglion sphenopalatinum gehen und solche, welche vom zweiten Ast des Quintus herstammend das Ganglion sphenopalatinum durchsetzen, zum Ganglion geniculi ziehen und weiter die Chorda tympani bilden

helfen. Ein Teil der vom vorderen Winkel des Ganglion geniculi austretenden und die Chorda tympani bildenden Fasern gesellt sich dem peripheren Teile des Facialis zu; es ist deshalb nicht unwahrscheinlich, dass die Sensibilität des Facialisstammes bei seinem Austritte durch das Foramen stylomastoideum jener kleinen Portion zuzuschreiben wäre. Wenn der Intermedius schon an seinem Ursprunge mit Fasern versehen ist, welche den spezifischen Geschmacksempfindungen dienen, dann könnte angenommen werden, dass diese Fasern durch den Nervus petrosus superficialis major und durch die Nervi palatini descendentes zum Gaumen gehen und die Schleimhaut desselben mit spezifischen Geschmacksfasern versehen.

Nach Penzos Vermutung enthält der Nervus petrosus superficialis major motorische, aus dem Nervus facialis stammende Fasern, die gewisse Muskeln des weichen Gaumens versorgen, weiter sympathische Fasern aus dem Plexus caroticus internus, die zum Ganglion vestibuli gehen. In der Chorda tympani sind Fasern vom Nervus intermedius, vom Nervus petrosus superficialis major und vom Facialis enthalten.

Nach Lenhossék (19) lässt sich daran nicht zweifeln, dass das Ganglion geniculi ein wahres Spinalganglion ist. Die bipolaren dieses Ganglion zusammensetzenden Ganglienzellen schicken einen Fortsatz centralwärts — diese Fasern konstituieren den Nervus intermedius, wogegen die peripheren Ausläufer sich dem Nervus facialis zugesellen und an der Bildung der Chorda tympani teilnehmen. Ausserdem verlaufen einige Nervenfasern durch das Ganglion, ohne mit seinen Ganglienzellen in Beziehung zu treten; zu diesen Fasern gehört ein Bündelchen, welches in das Ganglion an seiner Konvexität hineintritt und im Hilus es verlässt: Nervus petrosus superficialis major, für motorisch gehaltener Nerv, der den M. levator veli palatini und levator uvulae versorgt. Weiter sind im Ganglion geniculi Geflechte von Nervenfasern, die die Tendenz mit dem Facialis peripher-

wärts zu verlaufen, zeigen; einen Teil dieser Fasern hält Lenhossék (19) für Endverzweigung des Ramus recurrens des Ramus supramaxillaris Nervi trigemini, den anderen für sympathische Äste.

Cannieu (20) schliesst sich der Ansicht von Duval (21) (1878) an, wonach der Nervus intermedius weder zum Nervus acusticus noch zum Facialis gehört, sondern in einer Ganglienzellengruppe entspringt, die dem Nervus glossopharyngeus angehört. Bei Fleischfressern, Nagern und sogar bei Knochenfischen lassen sich homologe Bündel nachweisen. Übrigens hat schon Lussana (22) (1869) Geschmacksfasern der Chorda tympani aus dem Nervus intermedius hergeleitet.

Scheier (23) benützte zwei von ihm genauer geschilderte Fälle von Fraktur des Schädelbeins, in denen die sensiblen Äste des Trigeminus gelähmt waren, um zur Lösung der Frage nach der Geschmacksinnervation der vorderen Teile der Zunge beizutragen; in beiden Fällen war das Geschmacksvermögen auf den vorderen zwei Dritteln der Zunge aufgehoben. Ausser der Trigeminuslähmung bestand auch eine Lähmung des Facialis. Bezüglich des Geschmackssinnes gelangt Scheier (23) zu dem Schlusse, dass die Geschmacksfasern, die für die beiden vorderen Zungendrittel bestimmt sind, mit dem Trigeminusstamme in das Gehirn eintreten.

Krause (24) hat eine Reihe von Fällen, in denen er genötigt war, das Ganglion Gasseri zu exstirpieren, zu sehr wertvollen Untersuchungen über die Funktion des Trigeminus benutzt. Die Geschmacksempfindung verhielt sich in den verschiedenen Fällen nicht ganz gleichmässig. In einigen war an der Zungenspitze und an den anderen beiden Dritteln des Zungenrandes der Geschmack für süss, sauer und salzig geschädigt oder sogar aufgehoben, während er in der hinteren Zungenhälfte unversehrt war. Hier führte also der Trigeminus offenbar Geschmacksfasern; man muss demgemäss annehmen,

dass in Bezug auf die Verteilung der Geschmacksnerven individuelle Verschiedenheiten bestehen.

Halban (25) hat Gelegenheit gehabt, in zwei operativen Fällen, in denen der Nervus lingualis durchschnitten worden war, Sensibilitäts- und Geschmacksprüfungen an der Zunge vorzunehmen. Beide Male erwies sich die betreffende Zungenhälfte bis zur Gegend der Papillae vallatae ganz anästhetisch und auch für Geschmacksreize unempfindlich. Im Bereich der genannten Papillen und hinter ihnen war dagegen Sensibilität wie Geschmacksfähigkeit gegen die verschiedenen Qualitäten erhalten. Diese Beobachtungen geben somit der älteren Auffassung Recht, derzufolge der Nervus lingualis die vorderen Zungenabschnitte mit sensiblen und sensorischen Elementen versorgt, die entsprechende Innervation der hinteren Zungenportion dagegen der Nervus glossopharyngeus übernimmt.

Zander (26) hat das Verbreitungsgebiet der Gefühls- und Geschmacksfasern in der Zungenschleimhaut untersucht und fand: 1. Dass der Nervus lingualis sich nur in der Schleimhaut der Zungenspitze und des Zungenkörpers, nicht aber der Zungenwurzel, verzweigt. Die Papillae circumvallatae liegen jedenfalls noch im Bereiche des Nervus lingualis, ausserdem ist hervorzuheben, dass Zweige des Nervus lingualis über den Sulcus medianus hinweg auf die andere Zungenseite hinüberziehen. 2. Dass der Zungenast des neunten Nerven sich nach Eintritt in die Zunge in Zweige teilt, die nach vorn, medianwärts und nach hinten verlaufen. Aus der Funktionsprüfung eines Falles von operativer Ausschaltung des rechten Nervus lingualis ergab sich, dass der Nervus lingualis Geschmacks- und Gefühlsnerv für die Zungenspitze und den Zungenkörper ist, und dass der Nervus glossopharyngeus Geschmacks- und Gefühlsnerv für den hintersten Teil des Zungenkörpers und für die Zungenwurzel ist.

Turner (27) bespricht die möglichen Wege, auf welchen die Geschmacksfasern vom Centralorgan zu den vorderen zwei

Dritteln der Zunge verlaufen können. Die publizierten Fälle weisen sowohl auf den Facialis wie Trigeminus, wie auch Glossopharyngeus hin. Die Frage ist zur Zeit noch nicht definitiv entschieden, doch spricht nach Turner (27) die grössere Wahrscheinlichkeit für den Trigeminus. In einem Falle ist der Nervus petrosus superficialis major infolge einer Zerstörung des Nervus vidianus durch eine Exostose zerstört geworden und die Degeneration war durch die Chorda bis in den Nervus lingualis und aufwärts bis in das Ganglion geniculi zu verfolgen.

Campos (28) hat bei einem Affen (Cercopithecus callitrichus) mittelst eines genau beschriebenen Operationsverfahrens den Nervus petrosus superficialis major dicht am Ganglion geniculi durchschnitten. Drei Wochen später wurde der Affe unter einer Glocke Chlordämpfen ausgesetzt, es erfolgte reichliche Thränensekretion auf der operierten Seite. Die Thränensekretion ist also vom Facialis unabhängig.

Dixon (29) wendet sich gegen die von Gowers (90) vertretene Theorie: der Trigeminus enthalte sämtliche Geschmacksfasern, weil, obschon der Trigeminus verletzt werden kann, ohne dass das Geschmacksvermögen leidet, doch nie ein Fall bekannt geworden, dass der Geschmackssinn geschwunden sei, wenn nur die anderen Nervenstämme erkrankt waren. Gowers (30) behauptet also, die Geschmacksfasern des Lingualis verliefen durch die Chorda zum Facialis, von diesem aber durch den Petrosus superficialis major und Nervus vidianus zum Meckel'schen Ganglion und von da zum zweiten Aste des Trigeminus. Vom hinteren Teil der Zunge verliefen die Fasern im Glossopharyngeus, von da durch den Nervus Jacobsohni und das Paukenhöhlengeflecht im Ganglion oticum und durch Vermittlung des Petrosus superficialis minor oder major zum Trigeminus. Gegen diese Lehre wendet Dixon (29) folgendes ein: Die Zahl der Fasern an manchen Stellen der Bahn ist allzu gering. Jede

der angenommenen Bahnen enthält mehrfach eingeschaltete Ganglien. Die klinischen Fälle, die als Beweise angesehen werden, sind zweifelhaft, da ein Herd, der den Trigeminus betrifft, auch die benachbarten Nerven nicht freizulassen braucht.

Dixon (29) hat die Entwicklung der Chorda untersucht und sie in Übereinstimmung mit His (31) als Ausläufer des Facialisstammes erkannt, zu einer Zeit, wo der Lingualis noch verhältnismässig unentwickelt ist. Ebenso geht der Petrosus superficialis major entwicklungsgeschichtlich vom Ganglion geniculi aus. Ebenso entsteht der Nervus Jacobsohni als Ausläufer des Glossopharyngeus. Folglich müssen diese Bahnen, als sensible Fasern, centripetal, das heisst zum Facialis leiten. Es sind also Facialis und Glossopharyngeus als Geschmacksnerven anzusehen.

Hochwart (32) bemüht sich, wenigstens provisorisch die Frage zu lösen, welche Nerven bestimmt sind, die Zunge, insoweit sie der Geschmacksperception dient, zu innervieren. Zwei Wege waren es, welche von den Forschern beschritten wurden, um die schwierige Frage zu lösen: der eine Weg war der des Tierversuches, der andere war die Untersuchung von geeigneten Krankheitsfällen. Es hat immer seine bedeutenden Nachteile, Resultate der Vivisektion direkt auf den Menschen zu übertragen; bei den obengenannten Versuchen ist aber Vorsicht um so mehr am Platze, als eine Entscheidung, ob ein Tier schmeckt oder nicht, ausserordentlich schwierig ist. Dass der Nervus lingualis die Zunge mit Geschmacksfasern versieht, ist eine längst bekannte Thatsache, was aber viel umstritten ist, das ist der Weg, auf dem die Fasern zum Gehirne gelangen. Immerhin ist es möglich, wenn auch nicht beweisbar, dass einzelne Fasern in der Bahn des Lingualis bleiben, Schiff (33); dass dies aber nicht der Hauptweg sein kann, beweist der Umstand, dass die Verletzung der Chorda tympani zu denselben Störungen führt, wie die Lingualisdurchtrennung.

Dass die Chorda tympani Geschmacksfasern enthält, das haben mehrere Autoren (Bellingeri, Bernard, Prevost, Duchenne, Lussana u. a.) (34) experimentell und klinisch bewiesen; dass die Chorda gustatorische Funktionen zu versehen habe, stand auch mit den ziemlich zahlreichen Fällen von peripherer Facialislähmung mit einseitiger Geschmacksstörung im Einklang. Es ist ein allgemein acceptierter Satz, dass die Chorda Geschmacksnerv für die vorderen zwei Drittel der Zunge sei. Nun kommt aber die Hauptschwierigkeit, das ist die Beantwortung der Frage: welcher Nerv führt die Fasern weiter hinauf ins Gehirn? Die meisten neueren Autoren neigen sich der zuerst von Schiff und Erb (35) mit Nachdruck vertretenen Auffassung zu, dass der Quintus (zweiter oder dritter Ast) diesen Dienst versieht. Andere Autoren schreiben diese Funktion dem Facialis, respektive der Portio intermedia oder dem Glossopharyngeus zu.

Eine ganze Reihe von Beobachtungen (Ferrier [36], Senator [37], Erb [38], Müller [39], Schmidt [40] und viele andere) hat bewiesen, dass wenigstens bei einer grossen Anzahl von Menschen der fünfte Hirnnerv Geschmacksfasern für die vorderen zwei Drittel der Zunge führt; in diesem Falle sind zwei Fragen zu erörtern und zwar, ob der zweite oder dritte die Geschmacksfasern enthält und auf welchem Wege die Chordafasern zum Trigeminus gelangen. Was diesen zweiten Punkt betrifft, lässt uns die Klinik fast völlig im Stiche.

Wir entnehmen aus dem Umstand, dass Facialisläsionen oberhalb des Ganglion geniculi keine Geschmacksstörungen produzieren, dass die Chordafasern in der Gegend des genannten Knotens austreten und sich dem Quintus zugesellen. Schiff und Erb (35) lassen die Verbindung auf dem Wege des N. petrosus superficialis major, N. vidianus und Ganglion sphenopalatinum erfolgen. Vielleicht verlassen einzelne Fasern, die sich nicht der Chorda beimengen, den Lingualis weiter oben

und gehen auf dem Wege des Ganglion oticum und auf anderen unbekannten Bahnen zum zweiten Aste des Quintus.

Ziehl (41), der für den dritten Trigeminusast als Geschmacksnerven plädierte, hält den N. petrosus superficialis minor, der das Ganglion oticum mit dem Facialis verbindet, für den Vereinigungsweg. Auf dem Wege zum Gesichtsnerven teilt sich der genannte Zweig in zwei Teile, von denen einer direkt zum Ganglion geniculi führt, während der andere in die Paukenhöhle herabsteigt und sich mit dem Plexus tympanicus verbindet. Zu diesem führt zugleich von der Decke der Paukenhöhle herab ein Fädchen vom Facialis, der Ramus communicans cum plexo tympanico. Es können also die Geschmacksfasern des Petrosus minor einmal direkt zum Facialis gelangen, zweitens aber auch auf dem Umweg durch den Plexus tympanicus.

Eine eigene Ansicht hat Stich (42) vertreten. Bei einem Manne wurde ein Stück des Unterkiefers wegen eines Tumors reseziert, und man konnte bei der Operation die Durchschneidung des Facialis gleich nach seinem Austritte aus dem Foramen stylomastoideum nicht vermeiden. Der Lingualis blieb unverletzt. Die Gesichtsmuskeln der Seite waren gelähmt, der Geschmack war an der Seite der Operation an den vorderen Zungenteilen herabgesetzt. Man hat es hier nach Hochwart (32) vielleicht mit einer nur bei einzelnen Menschen entwickelten Nebenbahn zu thun; man könnte sich ja vorstellen, dass einzelne Fasern centrifugal im Gesichtsnerven verlaufen und dann sich auf dem Wege des Auriculo-temporalis mit dem Trigeminus verbinden.

Nach Hochwart (32) ist es bewiesen, dass der neunte Nerv bei allen Menschen Geschmacksnerv für die hinteren Zungenpartien ist; durch einen Fall Pope (43) wird wahrscheinlich, dass er in die vorderen Partien eingeht, ein Umstand, der um so plausibler ist, als wir ja sehen, dass es Individuen giebt, bei denen Zerstörung des Quintus keine Störung des Ge-

schmackes produziert. Es kommen hier individuelle Unterschiede zur Geltung. Wir entbehren somit einer detailen Kenntnis davon, welcher Teil des Quintus dem Geschmackssinne dient und wo derselbe mit der Chorda in Verbindung tritt.

Amabilino (44) durchschnitt den Hunden die Chorda tympani im Mittelohr oder den Facialisstamm unmittelbar nach seinem Austritt aus dem Foramen stylomastoideum. Er untersuchte die Zellen des Ganglion geniculi nach Nissl 12–46 Tage nach der Operation. Bei Hunden, denen die Chorda tympani durchschnitten war, fand Amabilino (44) vom 10. Tage ab ausgedehnte Veränderungen an $^4/_5$ Zellen. Nach einem Monat waren bereits Veränderungen reparativer Art an den Zellen aufgetreten. Von den unversehrt gebliebenen Zellen glaubt Amabilino (44), dass sie sich mit kurzen Fortsätzen im Ganglion selbst verästeln. Nach Durchschneidung des Facialisstammes waren keine Veränderungen an den Zellen des Ganglion geniculi zu konstatieren. Da nun diese Zellen ihren centralen Fortsatz zur Portio intermedia schicken, so bildete diese, die Chorda tympani und das Ganglion geniculi Teile eines einzigen Nerven, der die Geschmacksempfindung in den vorderen 2 Dritteln der Zunge leitet.

Rautenberg (45) unterstützt die Angaben Zanders (26) über die Geschmacksfasern des Nervus lingualis durch eine Abbildung der Nervenverzweigung in der Zunge und durch Mitteilung eines pathologischen Falles, in welchem bei einem intelligenten Manne wegen Neuralgie der 2. und 3. Ast des Nervus trigeminus nahe an der Schädelbasis durchschnitten worden war.

Schlichting (46) hat das Material der Rostocker Ohrenklinik benutzt, um die Beziehungen der Paukenhöhlennerven zur Geschmacksfunktion zu prüfen. Bei alleiniger Zerstörung der Chorda tympani (8 Fälle) fehlte der Geschmack des vorderen Teiles der Zunge; die Ausdehnung der Lähmung war individuell

verschieden, indem sie sich auf $^1/_3$—$^4/_5$ der ganzen Zunge erstrecken konnte. In einem Falle von Zerstörung des Plexus tympanicus bei erhaltener Chorda tympani war Geschmackslähmung in den hinteren Teilen der Zunge und am weichen Gaumen nachweisbar. Nach der Zerstörung der Chorda tympani und des Plexus tympanicus (5 Fälle) fehlte 4 mal der Geschmack auf der gesamten schmeckfähigen Strecke; nur einmal waren zwei kleine geschmacksempfindende Inseln übrig geblieben. Schlichting (46) schliesst aus seinen Beobachtungen, dass alle die Geschmacksempfindung vermittelnden Nervenfasern durch die Paukenhöhle zum Centrum ziehen, einerlei ob sie es schliesslich durch den Trigeminus oder den Glossopharyngeus erreichen.

Nach Untersuchung Dixons (47) besteht der Nervus facialis aus motorischen und aus sensiblen Fasern; beide unterscheiden sich entwickelungsgeschichtlich, sowohl als auch nach ihrem Ausbreitungsgebiete. Die sensiblen Zweige bestehen aus der Chorda tympani und dem Nervus petrosus superficialis major. Diese beiden Zweige enthalten entweder ganz oder zum grossen Teil Geschmacksfasern; ob auch vasodilatatorische oder sekretorische, ist nicht sicher.

Nach Cuneo (48) hat der sensitive Teil des Nervus facialis sein Centrum im Ganglion geniculi, welches dieselbe Struktur und Farbe wie ein Spinalganglion aufweist. Es wird von unipolaren Ganglienzellen gebildet, deren Fortsatz sich in zwei Äste teilt: der periphere gelangt in das sensitive Territorium des Facialis, die centralen Fortsätze konstituieren den Nervus intermedius. Der Nervus petrosus superficialis major entsteht nicht aus dem Ganglion geniculi, sondern ist ein Ast des Nervus facialis, weil er ein motorischer Nerv ist. In der Chorda tympani sind centrifugale-vasomotorische und sekretorische und centripetale-gustatorische Fasern enthalten. Die letztgenannten Fasern verlaufen aus der Zungenschleimhaut in den Nervus

lingualis, durch die Chorda tympani in den Facialisstamm und lassen sich endlich in den Nervus intermedius verfolgen (Lussana [22]). Alle Fasern des Nervus intermedius sind nicht in der Chorda tympani enthalten, weil das Ganglion geniculi nach His (49) aus viel mehr Ganglienzellen zusammengesetzt ist, als es der Zahl der Nervenfasern der Chorda tympani entsprechen würde; man muss die Möglichkeit zulassen, dass die Intermediusfasern auch in andere Nerven als in die Chorda tympani gelangen, nämlich in die „les nerfs pétreux ou le rameau lingual (rameau des muscles styloglosse et glossostaphylin)".

Cassirer (50) beobachtete folgenden Fall: Bei einem Arbeiter entstand nach einem Sturz auf den Kopf eine degenerative Atrophie der linken Zungenhälfte, Lähmung der linksseitigen Gaumen-, Rachen-, Kehlkopfmuskulatur, degenerative atrophische Lähmung des linken Sternocleidomastoideus und Cucullaris, völlige Aufhebung des Geschmacks auf der linken Zungenhälfte, Aufhebung resp. Abschwächung der Sensibilität auf den hintersten Teilen der Zunge und am weichen Gaumen. Im Verlaufe von $^3/_4$ Jahren trat eine fast vollkommene Genesung ein. Die Diagnose lautete auf Paralyse resp. Parese des linken XII., XI., X. und IX. Nerven. Im Anschluss an diesen und ähnliche Fälle erörtert Cassirer (50) die Lehre von der Geschmacksinnervation; der von ihm mitgeteilte Fall ist der einzige, wo trotz der Integrität des Quintus und Facialis durch alleinige Schädigung des IX. Nerven eine komplette Geschmackslähmung entstand. In einer Anzahl von Fällen scheinen die Geschmacksfasern für den vorderen Teil der Zunge im basalen Trigeminus zu verlaufen, in sehr seltenen Fällen vielleicht auf für die ganze Zunge; in einem anderen Falle fehlen sie sicher im basalen Trigeminus. Im basalen Facialis sind sie sicher nicht vorhanden. In der weit überwiegenden Mehrzahl der Fälle verlaufen im Glossopharyngeus die Geschmacksfasern für den hinteren Teil der Zunge; in einer gewissen Zahl von Fällen (siehe Pope [42])

versorgt dieser Nerv aber auch den vorderen Teil der Zunge. Jedenfalls dürften für die Leitungswege der Geschmacksempfindung grosse individuelle Schwankungen und Verschiedenheiten vorkommen.

Passow (51) beobachtete einen Patienten, der seit Mitte Januar 1893 eine rechtsseitige Gesichtslähmung hatte; später stellten sich neue Krankheitssymptome ein, die darauf hinwiesen, dass der Abducens, Facialis und Acusticus ergriffen sind und die eine Neubildung im Pons und in der Oblongata annehmen liessen. Diese Diagnose wurde durch die Sektion bestätigt, denn es handelte sich um eine Neubildung und zwar um ein Gliom im Bereiche des rechten Abducens, Facialis und Acusticus. Serienschnitte durch beide Faciales und Ganglia geniculi nach Weigert-Kaes zeigten totale Degenerationen auf der rechten Seite.

Nach van Gehuchten (52) ist das Ganglion geniculi durch unipolare Ganglienzellen gebildet, deren periphere Ausläufer sich an der Bildung der Chorda tympani beteiligen; eine bestimmte Anzahl derselben begleitet den Nervus facialis, der also in seinem peripheren Teile ein gemischter Nerv ist.

Nach Edinger (53) wächst aus dem Ganglion geniculi eine feine Wurzel (His [49]) — Nervus intermedius Wrisbergii — längs dem Facialisstamme in das Gehirn ein; dort trennt sie sich vom Facialis, um in dem langen, dem solitären Bündel anliegenden Kerne zu endigen. Das Ganglion geniculi — im wesentlichen übrigens (Lenhossék [19]) ein Sympathicusganglion — ? — wäre also der Ursprungskern des Nervus intermedius, der Fasciculus solitarius am frontalen Ende sein Endkern. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Fasern der Chorda tympani aus dem sensiblen Anteile des Ganglion geniculi stammen.

Köster (54) bemühte sich in einer breit angelegten Arbeit zwei Fragen zu lösen: welche Nervenbahnen die Geschmacks-

fasern von der Zunge aus centralwärts einschlagen und in welcher Beziehung die Facialislähmungen zu der Thränensekretion stehen. Die Reizversuche, sowie zahlreiche Beobachtungen über Geschmacksverlust auf der vorderen Zunge bei Mittelohraffektionen lassen heute keinen Zweifel mehr, dass die Chorda, wie aus täglich anzutreffenden Facialislähmungen hervorgeht, Geschmacksfasern enthält, die sie dem 7. Nerven zuführt. Nur über das Ausbreitungsgebiet des Chordageschmackes gehen die Anschauungen auseinander. Da die Geschmacksfasern der Chorda aus dem N. lingualis des Trigeminus sich abzweigen, so wird man a priori den Bereich des Chordageschmackes mit dem Endverzweigungsgebiet des N. lingualis zu identifizieren geneigt sein. Durch die Untersuchungen Zanders (26) wurden ältere Ansichten bestätigt, dass der N. lingualis nur Zungenspitze und Zungenkörper, nicht aber den Zungengrund versorge, dieser wird vom 9. Nerven versorgt; zwischen beiden Nerven bestehen zahlreiche Anastomosen und Überschreitungen der Mittellinie.

Gegen A. Bernard (55) behauptet Köster (54), dass der Facialis gewiss nicht der Weg ist, auf dem die Geschmacksfasern definitiv in das Gehirn treten und es existiert auch keine sichere pathologische Beobachtung, welche als eine Stütze dieser Ansicht dienen könnte. Es bleiben demnach für die Geschmacksfasern der Chorda nur der Trigeminus und der Glossopharyngeus als nächstes Endziel vor dem Eintritt in das Gehirn übrig. Schiff (35) lässt, wie schon oben angeführt wurde, von der vorderen Zunge aus den kleineren Teil der Geschmacksfasern sogleich im Nervus lingualis nach oben treten und durch den beim Menschen nicht konstanten N. sphenoidalis vom 3. in den 2. Ast gelangen, während der grössere Teil derselben mit der Chorda in den Facialis, von hier in den Nervus petrosus superficialis major und durch das Ganglion sphenopalatinum des 2. Astes schliesslich in das Ganglion Gasseri zieht. Die

klinischen Beobachtungen von Erb (35), Gowers (30), Bernhardt (8), Ziehl (41), Schmidt (40) u. a. haben den von Schiff (33) behaupteten Übertritt der Geschmacksfasern für die vordere Zunge in den Trigeminus respektive in das Ganglion Gasseri durchaus bestätigt; nur über den Ast des Quintus, der die gustatorischen Fasern dem Ganglion Gasseri zuführt, gehen die Meinungen der Beobachter auseinander. Während nach einigen Autoren, so nach Erb (35) und Bernhardt (8) die Geschmacksfasern der Chorda vom 2. Ast durch Vermittelung des N. petrosus superficialis major und des Ganglion sphenopalatinum aufgenommen werden, gelangen sie nach anderen Autoren in den N. petrosus superficialis minor, das Ganglion oticum und in den 3. Ast. Einige Fälle, bei welchen bei vorgerückter Erweichung des Ganglion Gasseri durch einen Hirntumor vollständige Lähmung des sensiblen Quintusteiles der Geschmack auf der vorderen Zunge erhalten blieb, sprechen mit grosser Wahrscheinlichkeit dafür, dass hier die Chordafasern in den IX. und nicht in den V. Nerven getreten sind. Dass der Eintritt der Chordafasern in den 9. Nerv nicht in der Bahn der Portio intermedia respektive des Facialis erfolgt, ist durch den stets zu erbringenden Nachweis normaler Geschmacksempfindung bei basalen Facialislähmungen widerlegt. Nun war nach Schlichtings (46) Beobachtungen in einem Falle durch Läsion des Plexus tympanicus allein der Zungengrund und der weiche Gaumen unempfindlich gegen Geschmackseindrücke, während der vordere Teil der Zunge normal schmeckte. Für Köster (54) bilden der N. petrosus superficialis minor, der Plexus tympanicus und der Ramus communicans N. facialis cum Plexu tympanico Verbindungsbahnen, auf denen die Geschmacksempfindung der vorderen Zunge sich in Ermangelung des gewohnten Weges nach dem 9. Nerven zu einen neuen Pfad suchen konnte.

In ganz vereinzelten Fällen mag der Facialis dem weichen

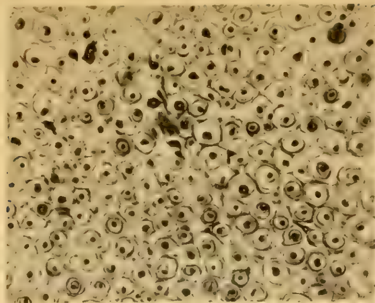
Gaumen motorische Fasern durch den Nervus petrosus superficialis major zuführen.

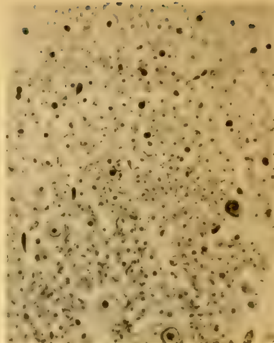
Goldzieher (56) teilte 1876 einen Fall mit, bei dem er Thränenlosigkeit des Auges auf der Seite beobachtet hatte, auf welcher eine Facialislähmung bestand und schloss daraus, dass der 7. und nicht der 5. Nerv der Sekretionsnerv der Thränendrüse sein müsse. Jendrassik (57) verlegte den Sitz der Lähmung bei Thränenlosigkeit des Auges in die Nähe des Ganglion geniculi; bei 3 von seinen 4 Kranken beobachtete er eine Gaumensegellähmung und da folgert er, dass die sekretorischen Fasern der Thränendrüse am Ganglion geniculi sich mit den motorischen Fasern des weichen Gaumens und den Geschmacksfasern zusammen abzweigen, um im N. petrosus superficialis major nach vorn bis zum Ganglion sphenopalatinum zu ziehen; die thränensekretorischen Fasern gehen durch den 2. Ast in den von diesem sich abzweigenden N. subcutaneus malae und durch die konstante Anastomose mit dem N. lacrimalis des I. Astes zur Thränendrüse. In Bezug auf die Behauptung der eben genannten Autoren von der Abhängigkeit der Thränensekretion von der Innervation des Facialis kommt Köster (54) auf Grund von reiflichen Überlegungen und nach Berücksichtigung seiner eigenen an Ohrenkranken und am Ohr operierten Menschen zu dem Schluss, dass der Locus laesionis in der Nähe des Ganglion geniculi liegen muss, wenn Störungen der Thränenabsonderung vorhanden sein sollen. Durch das Fehlen der Thränenstörung bei bestimmt unverletztem Knieganglion einerseits und durch die stete Koincidenz derselben mit der Alteration des Acusticus andererseits wird die Lokalisation der Thränenstörung in die Gegend des Knieganglions erwiesen. In Bezug auf die Frage von dem centralen Verlauf der thränensekretorischen Fasern hat sich Köster (54) bisher noch keine feste Ansicht gebildet: Klar ist, dass die excitosekretorischen Fasern mit dem Facialisstamm heruntertreten;

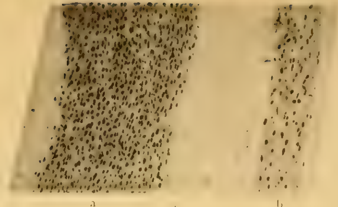
da aber bei völligem Fehlen des motorischen Facialiskerns in einzelnen Fällen doch normale Thränen- und Speichelabsonderung bestand, so sind noch weitere Beobachtungen nötig, um zu entscheiden, ob die excitoglandulären peripheren Thränenfasern beim Menschen aus dem 7. oder 9. Nerven stammen. Jedenfalls erhält der Trigeminusstamm die thränensekretorischen Fasern erst durch den Nervus petrosus superficialis major. Das Resultat der mühevollen Versuche war, dass es Köster (54) bei der grössten Sorgfalt nicht gelang, einen Einfluss des Facialis auf die Thränensekretion bei Affen, Hund und Katze nachzuweisen, wie dies nach den klinischen Erfahrungen beim Menschen bestimmt der Fall ist.

Vaschide und Marchand (58) beobachteten ein junges Mädchen von achtzehn Jahren, welches seit dem siebenten Jahre an einer linksseitigen Otorrhoë litt und im Anschluss an eine drei Jahre zurückliegende Eröffnung des Processus mastoideus eine Facialiskontraktur links davontrug, die aber nach wenigen Wochen heilte. Am Zungenrücken besteht links in den vorderen zwei Dritteln totale Ageusie, auch das Gefühl ist hier herabgesetzt für die Berührung und Empfindung des elektrischen Stromes. Demnach scheint die Chorda tympani Geschmacksfasern der vorderen zwei Drittel des Zungenrückens zu enthalten und desgleichen auch sensible Nervengeflechte für diese Stellen. Die sensiblen Nervenfasern der Chorda tympani scheinen von dem Nervus intermedius Wrisbergii zu stammen, welcher mit dem Nervus glossopharyngeus einen gemeinsamen Nervenkern besitzt.

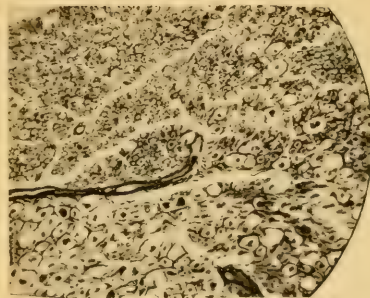
Durchaus hypothetisch ist nach Kron (59) die Ansicht von Schulze (60), wonach die centralen Fasern der Chorda, von einer eigenen Nervenhülle umgeben, weder mit dem 5. noch mit dem 7. Nerven zusammenhängen, allerdings neben letzterem verlaufen, und dem von Sapolini (15) entdeckten in den Seitensträngen des 4. Ventrikels entspringenden 13. Hirnnerven


1

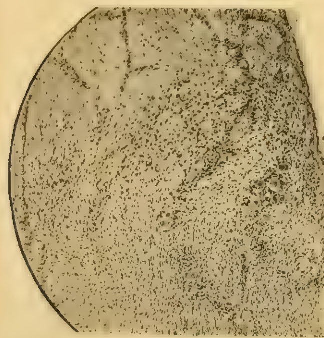

2

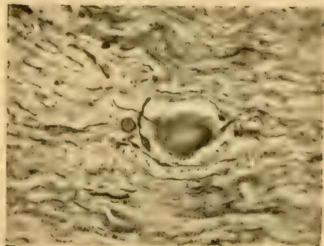

a 3 b


4


7


6


5


8

Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin W.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Fig. 1.

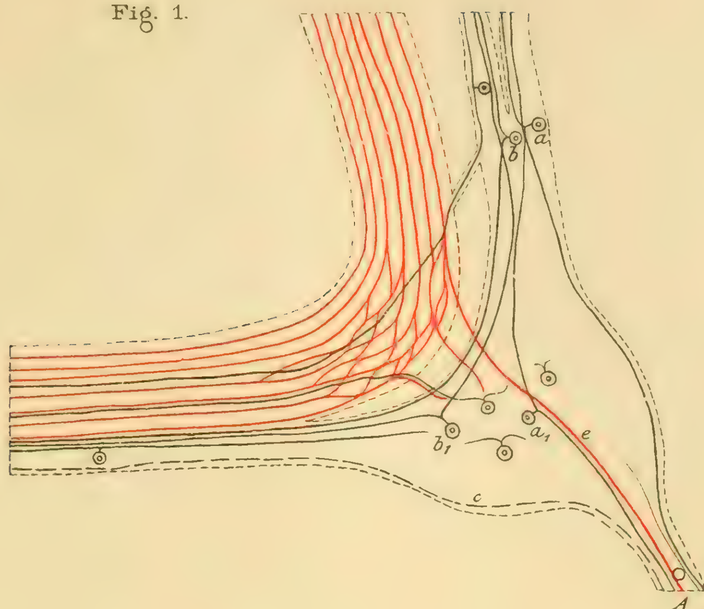


Fig. 2.

entstammen. Weder klinische noch anatomische Erfahrungen bestätigen diese Ansicht. Kron (59) beschreibt einen Fall, wo ein syphilitischer Prozess den motorischen Ast des Quintus, dann seine anderen Äste und auch den 6., 4. und 3. Nerven ergriff, wobei sich eine Geschmacksstörung einstellte. Im Laufe der Behandlung stellte sich im Gebiete des 3. Astes des Quintus einigermassen die Sensibilität wieder ein, und damit ging parallel auch ein Verschwinden der Geschmacksdifferenzen; dieser Befund spricht nach Kron (59) mit der Deutlichkeit eines Experimentes für den Verlauf der Geschmacksfasern durch den 3. Ast des Quintus und steht im Einklang mit der zuerst von Ziehl (41) ausgesprochenen Ansicht, dass die Geschmacksfasern durch das Ganglion oticum, den Nervus petrosus superficialis minor und Ganglion geniculi zur Chorda tympani ziehen.

Janošík (61) deutet in seinem Lehrbuche vortrefflich auf die Unklarheit der verwickelten Verhältnisse der in Rede stehenden Nerven hin: an der Bildung des Nervus petrosus superficialis major nehmen Fäserchen aus dem Knieganglion des Facialis teil; es ist noch nicht aufgeklärt, ob sie hier ihren Ursprung nehmen, indem sie sich als periphere Ausläufer das Ganglion geniculi zusammensetzender Ganglienzellen verhalten, oder ob sie bloss das Ganglion durchschreiten; der genannte Nerv enthält direkte Facialisfasern. In der Chorda tympani sind motorische Facialisfasern und Fasern aus dem Ganglion geniculi enthalten, wahrscheinlich auch direkte Fasern aus der Portio intermedia. Die Mehrzahl der Chordafasern tritt in das Ganglion submaxillare ein, einige gelangen bis in die Zunge, deren Drüschen sie mit sekretorischen Nervenfasern versorgen.

Die eigentliche Ursprungsstelle des Nervus intermedius bildet das Ganglion geniculi; die Verbindung dieses Nerven mit dem Ganglion sphenopalatinum, oticum (vielleicht durch den Plexus tympanicus), dann weiter mit der Chorda tympani kann als Beweis dafür angeführt werden, dass es sich hier um

besondere Innervation des proximalen Teiles des Darmtraktes handelt; es wäre am Platze, das Ganglion geniculi mit dem Vagus- und Glossopharyngeusganglion in Vergleichung zu bringen.

Köster (62) demonstrierte in der medizinischen Gesellschaft in Leipzig zwei Kinder (Brüder) mit angeborener doppelseitiger Facialislähmung; es handelte sich um doppelseitige Aplasie des Facialiskernes. Als wichtigsten Befund hebt Köster (62) das Intaktsein der Thränenabsonderung hervor. Das entspricht der von ihm vertretenen Anschauung, dass die sekretorischen Fasern für die Thränendrüsen nicht im Facialiskerne, sondern wahrscheinlich im IX. Kerne entspringen. Sie mischen sich dem Facialis zu bei seinem Austritt aus dem Gehirn, um ihn in der Gegend des Ganglion geniculi wieder zu verlassen.

Fasola (63) untersuchte den Geschmackssinn von zwei Individuen, bei welchen die Krause-Hartleysche Resektion des zweiten und dritten Trigeminusastes mit Amputation der anliegenden Teile des Ganglion semilunare vollführt wurde. Die Resultate bewiesen, dass im Trigeminus wirklich Geschmacksfasern enthalten sind, welche die Spitze und den vorderen Rand der Zunge direkt im Nervus lingualis oder von der Chorda tympani durch das Ganglion oticum erreichen; für den ersten Weg sprechen die Fälle von Prevost (64), in welchen die beiderseitige Zerstörung der Chorda tympani und sogar der beiden Glossopharyngei bloss eine Herabsetzung, die Durchtrennung des N. lingualis aber einen Verlust der Geschmacksperception der vorderen Zungenpartie zufolge hatte. Weil es gleich in den ersten Tagen nach der Operation möglich war, einen gewissen Grad von Geschmacksempfindlichkeit sicher zu stellen und weil dieselbe sich allmählich besserte, schliesst Fasola (63), dass eine gewisse Anzahl von Geschmacksfasern dieses Bezirkes einen anderen Ursprung (aus dem N. glossopharyngeus mit der Portio intermedia) hat.

Nach Rauber (65) enthält die Chorda tympani in physiologischer Hinsicht teils centripetale, dem Geschmackssinn dienende Fasern, welche aus dem Nervus intermedius des Facialis gelangen, teils centrifugale Sekretionsfasern für die Glandula submaxillaris und sublingualis.

Der Verlauf der Fasern im Gebiete des mit pseudounipolaren Zellen ausgestatteten spinalartigen Ganglion geniculi ist verwickelt. Dass das Ganglion geniculi zu dem Nervus intermedius gehört und dass der periphere Fortsatz seiner pseudounipolaren Zellen zumeist in die Peripherie des Facialis gelangt, ist neuerdings von M. v. Lenhossék (19) festgestellt worden. Doch liegen bezüglich der verschiedenen Bahnen der hier zusammenkommenden Nerven noch weitere Verwickelungen vor.

Der grösste Teil der Fasern der Paukenseite geht centralwärts verfolgt in den centralen Teil des Facialis über; in vielen Fällen läuft jedoch ein kleiner Teil von Chordafasern peripher im Facialis weiter.

In das Ganglion geniculi senkt sich der Nervus intermedius gleicht einer hinteren Wurzel.

Aus dieser mir zugänglichen Litteratur ist ersichtlich, dass die Frage über die Beziehungen des Ganglion geniculi zu dem Nervus facialis, Nervus petrosus superficialis major, zur Chorda tympani nicht bloss eine detaile anatomische Frage ist, sondern dass die verwickelten Verhältnisse der genannten Nerven eines breiteren praktischen Interesses nicht entbehren. Wie wir gesehen haben, bestehen z. B. über den Verlauf der Chordafasern verschiedene Hypothesen; die Ursache liegt darin, dass erstens die Verhältnisse der in Rede stehenden Nerven sehr kompliziert sind und zweitens ist daran vielleicht auch der Umstand schuldtragend, dass die klinischen Fälle in anatomischer Hinsicht nicht genug ausgenützt werden, wodurch so manches Detail uns entgangen ist. Es ist einleuchtend, dass diese Hypothesen bloss dadurch berichtigt, ev. ergänzt werden können, wenn wir über

zahlreiche klare und bestimmte morphologische Beobachtungen verfügen werden.

Als ich mich mit dem Studium der gegenseitigen Verhältnisse des Gesichts- und Hörnerven im Meatus acusticus internus befasste (66), fand ich eine so besonders deutlich ausgeprägte Struktur des N. intermedius, dass ich mich dazu entschloss, auf Grund dessen auf den Verlauf und Ausbreitung dieses Nerven näher einzugehen; ich will im folgenden vom anatomischen Standpunkte durch einige von mir sichergestellten Thatsachen zur Lösung dieser Frage beitragen und werde der Schilderung der Verhältnisse beim Menschen die Befunde beim Ziesel vorausschicken.

Was den centralen Verlauf des N. intermedius beim Ziesel anbelangt, konnte ich sicherstellen, dass derselbe in das verlängerte Mark ventralwärts von den Vestibularisfasern eintritt, fast horizontal verlaufend den ventralen Pol des Corpus restiforme, weiter die aufsteigende Trigeminuswurzel in ihrem dorsalen Teile durchbricht, um im proximalsten Teile des Nucleus sensibilis zersplittert zu enden; es besteht kein Zweifel darüber, dass der N. intermedius gar keine Beziehungen zum Nucleus ventralis N. acustici aufweist.

Bevor wir den peripheren Verlauf des N. intermedius näher erörtern werden, müssen wir auf den eigentümlichen histologischen Charakter desselben eingehen, denn diesen fand ich nirgends erwähnt. Ich möchte nun darauf hinweisen, dass z. B. Rabl (17) es nicht möglich war, Chordafasern von Lingualis zu unterscheiden, obzwar der Unterschied bei allen von mir darauf untersuchten Tieren deutlich ist. (Tafel 6, Fig. 4.)

Der Arbeit Alexanders (67) sind zwar Abbildungen beigelegt, wo der N. intermedius von den übrigen Nerven distinkt gezeichnet ist, aber etwaige Erklärung habe ich vermisst. Um die Frage über die Herkunft zahlreicher den N. intermedius charakterisierender Kerne lösen zu können, zerzupfte

ich verschiedene Nerven, die mit Osmiumsäure behandelt worden waren, mit nachfolgender Kernfärbung; ausserdem durchmusterte ich viele Längs- und Querschnitte ebenfalls von verschiedenen Nerven; die Dicke der Paraffinschnitte betrug 4—6 μ.

An den zerzupften Präparaten von Chorda tympani, welche hauptsächlich durch die Intermediusfasern gebildet wird, wie wir weiter unten sehen werden, konnte ich sicherstellen, dass sehr feine ca. 2 μ messende Nervenfasern mit zarter Myelinscheide überhand nehmen; vereinzelt findet man stärkere (über 5 μ) Nervenfasern von einer mächtigeren Markschicht umgeben; die Schwannsche Scheide dieser Fasern weist langgezogene 8—10 μ messende Kerne auf. Die Länge einzelner Segmente bei verschieden dicken Nervenfasern beträgt 20—30 μ. Ausser diesen markhaltigen Nervenfasern nimmt an der Bildung der Chorda tympani eine Anzahl von marklosen Nervenfasern teil, die sehr zart sind, kaum 1,5 μ messen und einen längeren (12 bis 15 μ) Kern aufweisen, als die Zellen der Schwannschen Scheide. Die central gelegenen Kerne sind von einer zarten Protoplasmaschicht umgeben. An Präparaten, die mittelst Auerbachschen Hämatoxylin gefärbt worden waren, sieht man eine sehr feine, vom Kerne beiderseits sich ziehende Granulierung. Auf derselben Nervenfaser ist die Entfernung der Kerne nicht gleich; es muss besonders hervorgehoben werden, dass es sich hier um nicht segmentierte Nervenfasern handelt, denn bei einer Vergrösserung $^1/_{12}$ Immersion und Kompensationsocular Nr. 8. (Reichert) konnte ich an den betreffenden Nervenfasern gar keine Querlinien sicherstellen (Tafel 6, Fig. 1); wie bekannt, behauptet Koelliker (68), dass die cerebrospinalen Nerven nur durch markhaltige Nervenfasern gebildet werden.

Es war interessant, den N. intermedius resp. die Chorda tympani mit anderen cerebralen Nerven zu vergleichen, was ich auch teils an zerzupften Präparaten, teils an Querschnitten (Tafel 6, Fig. 2 und 3) vollzog; der

1. N. lingualis — ist aus markhaltigen 6—8 μ dicken Nervenfasern zusammengesetzt; vereinzelt kommen feinere Fasern vor.

2. N. facialis — wird von markhaltigen, 5—9 μ dicken Nervenfasern gebildet.

3. N. glossopharyngeus besteht aus dicken 8 μ messenden Fasern und aus feineren ca. 3 μ dicken Nervenfasern, welche besondere Bündelchen bilden. Etwas dickere Nervenfasern weist der

4. N. vagus auf.

In der höher citierten Arbeit habe ich auf zahlreiche Anastomosen des N. intermedius mit dem benachbarten N. facialis und N. vestibuli hingewiesen. Alle diese im Meatus acust. int. stattfindenden Anastomosen sind durch zerstreute oder gruppenbildende Ganglienzellen charakterisiert. Es ist leicht begreiflich, dass das Vorkommen dieser disperser oder mikroskopische Ganglien bildenden Ganglienzellen die Verhältnisse des N. intermedius besonders kompliziert, denn es ist dann unmöglich das Ganglion geniculi als das einzige Ursprungscentrum aller seiner Fasern anzusehen. In Bezug auf die Form dieser zerstreuten Ganglienzellen muss hervorgehoben werden, dass sie denselben Typus zeigen, wie jene im Ganglion geniculi: es handelt sich um grosse Ganglienzellen mit einem bläschenförmigen, sich schwach färbenden Kerne, deren Kapseln durch feine konzentrisch angeordnete Lamellen gebildet sind. Diese Ganglienzellen stimmen der Form nach mit den Spinalganglienzellen vollkommen überein und unterscheiden sich auffallend von den Ganglienzellen des Ganglion vestibulare; in diesem kann man deutlich zwei bipolare Formen von Ganglienzellen nachweisen: die meisten sind klein nach der Färbung mit Auerbachschem Hämatoxylin intensiv schwarzviolett, die grösseren sind vereinzelt zerstreut, weisen ein fein granuliertes Protoplasma und einen sich

schwach färbenden Kern auf und sind mit einer sehr zarten glänzenden Kapsel versehen. Besonders an den Stellen, wo der N. intermedius mit eingestreuten Ganglienzellen in Beziehung zum Nervus vestibuli tritt, ist der Unterschied zwischen diesen Ganglienzellen und jenen das Ganglion vestibulare deutlich. Diesen Befund hebe ich deshalb hervor, weil Alexander (67), über die Anastomose zwischen dem Ganglion geniculi und vestibulare sprechend, sich folgend äussert: „Ich fand sogar eine kontinuierliche, die beiden Ganglien verbindende Nervenzellenkette, deren Zellen vom Ganglion vestibulare gegen das Ganglion geniculi an Grösse zunehmen.“ Dieses Verhältnis ist nicht so einfach, dass die Ganglienzellen bloss an Grösse zunehmen würden, sondern es handelt hier um ganz differente Gebilde: die beide Ganglien verbindende Nervenzellenkette ist durch die Bündelchen des N. intermedius konstituiert und auf diese ist die Gegenwart von Ganglienzellen gebunden, welche denselben Typus aufweisen, wie jene im Ganglion geniculi, man darf nicht von einem Übergange dieser Ganglienzellen in die bipolaren Ganglienzellen des Ganglion vestibulare sprechen.

Die Thatsache, dass die Ganglienzellen des Ganglion geniculi absolut grösser als jene des Ganglion vestibulare sind, ist auch in der Hinsicht bemerkenswert, weil man sie mit dem allgemein angenommenen Gesetze nicht in Einklang bringen kann, nämlich mit dem, welchen Koelliker (63) folgend formuliert: „Es lässt sich in erster Linie der Satz aufstellen, dass die Dicke der Nervenfasern in einer bestimmten Beziehung zur Grösse ihrer Nervenzellen steht, so dass grosse Zellen dickeren Fasern und kleine feineren solchen Elementen den Ursprung geben.“ Dieselbe Ansicht spricht auch Alexander (67) aus: „die Ganglienzelle und Nervenfaser stehen zu einander in bestimmtem (d. i. direkten) Grössenverhältnisse.“ An Präparaten mit gefärbten Achsencylindern konnte ich sicherstellen:

1. Im N. vestibuli beträgt die Dicke der Achsencylinder 3 bis 5 μ, die Grösse der kleineren Ganglienzellen im Ganglion vestibulare 7 μ und 22 μ
der grösseren Ganglienzellen im Ganglion vestibulare 15 μ und 11 μ
13 μ und 10 μ
2. Die Achsencylinder des N. intermedius sind 1—2 μ dick, die Grösse der Ganglienzellen des Ganglion geniculi beträgt 22 μ und 27 μ
22 μ und 32 μ.

Aus dem eben Angeführten ist leicht ersichtlich, dass die oben angegebene Regel für diese Ganglien und für die aus ihnen stammenden Fasern keine Gültigkeit hat.

Bevor ich das periphere Verhalten des N. intermedius beschreiben werde, erachte ich es für notwendig einige Bemerkungen über die topographischen Verhältnisse des mittleren Ohres beim Ziesel vorauszuschicken.

Der N. cochleae gelangt in die Cochlea in einem laterodistal konvexen Bogen, in dessen Konkavität die übrigen Nerven gelagert sind, und zwar verläuft der N. vestibuli direkt laterodistal, am meisten ventralwärts ist der N. facialis gelegen; zwischen den beiden letztgenannten Nerven ist der N. intermedius eingekeilt, was besonders an der Länge nach senkrecht geführten Schnitten deutlich hervortritt.

Das Ganglion geniculi befindet sich als ein dreieckiges, kuppelförmiges Gebilde am Genu externum N. facialis und zwar an seiner ventralen Seite. Die centralen Ausläufer der dieses Ganglion zusammensetzenden Ganglienzellen treten aus der medialen und ein wenig dorsalen Seite des genannten Ganglion als N. intermedius hervor. Wenn wir das Ganglion geniculi in Serienschnitte, die senkrecht auf die Richtung der Facialisfasern geführt sind, zerlegen, dann können wir leicht sicherstellen, dass die Grenze zwischen dem Gesichtsnerven und dem

Ganglion durch Bindegewebelamellen gebildet wird, und dass nur eine unbedeutende Anzahl von Nervenfasern des N. facialis in das Ganglion hineintritt. Im weiteren Verlaufe hält sich der N. facialis auf eine längere Distanz bei der oberen Wand des Mittelohres, wobei sein Kanal frei in das Cavum tympani hineinragt; dicht bei seinem Eintritte in diese Höhle, peripher vom Ganglion geniculi kreuzt dieser Nerv scharfwinklig die Arteria stapedia, welche beim Ziesel die Carotis interna substituiert; diese verläuft von der Basis der Cochlea proximalwärts und ist in einem Knochenkanal eingeschlossen; an der Kreuzungsstelle sind die erwähnten Gebilde bloss durch eine fibrilläre Membran geschieden. Unter dem N. facialis und teilweise an seiner medialen Seite ist der Stapes gelegen, das Crus longum incudis biegt um den Canalis N. Facialis um. Malleus und Incus sind lateral und etwas oberhalb des Gesichtsnerven gelegen.

Wenn wir den N. facialis von seinem Austritte aus dem centralen Nervensystem bis zum Meatus acusticus int. verfolgen, finden wir in ihm nirgends Ganglienzellen, wogegen wir beim Ganglion geniculi und peripherwärts von ihm solchen sehr oft begegnen; diese Thatsache lässt sich dadurch leicht erklären, dass die Ganglienzellen den Intermediusbündeln angehören, welche proximalwärts selbständig und nicht im Facialisstamme verlaufen.

Periphere Ausläufer der Ganglienzellen des Ganglion geniculi, d. h. die Fortsetzung des N. intermedius verhalten sich so, dass sie in folgende Nerven eintreten:

1. In die Chorda tympani. — Die Nervenbündelchen, welche die Chorda tympani konstituieren, nehmen die ventrale Fläche des N. facialis ein, und zwar so, dass sie ganz oberflächlich gelegen sind. An verschiedenen Stellen sind in die Nervenfasern Ganglienzellen eingestreut, die der Form und Grösse nach mit jenen des Ganglion geniculi vollkommen identisch sind; solche disperse Ganglienzellen fand ich:

a) vom Ganglion geniculi bis zu der Stelle, wo die Chorda den Gesichtsnerven verlässt, kommen einzelne oder strangartig angeordnete Ganglienzellen, welche man gut von sympathischen Ganglienzellen unterscheiden muss, welchen man im N. facialis dort begegnet, wo im Verlaufe im Canalis facialis in den genannten Nerven eine kleine Arterie eintritt;

b) an der Abgangsstelle vom N. facialis befindet sich sehr oft ein kleines mikroskopisches Ganglion;

e) zwischen dem Crus longum incudis und Manubrium mallei.

In ihrem weiteren Verlaufe legt sich die Chorda tympani, nachdem sie das Cavum tympani verlassen hat, an die dorsale Seite des N. lingualis; weil ihre Bündeln mit jenen des N. lingualis nur lose verbunden sind und sich nicht verflechten, kann man sie ihrem histologischen Charakter nach sehr leicht unterscheiden (Taf. 6, Fig. 4); die Chordafasern gelangen mit dem N. lingualis teilweise bis in die Zungenschleimhaut, teilweise treten sie in das Gánglion submaxillare ein.

2. In den N. petrosus superficialis major, welcher aus dem ventralwärts gerichteten und abgerundeten Winkel des Ganglion geniculi seinen Ursprung nimmt, wobei sich das Ganglion geniculi in diesen Nerv sozusagen fortsetzt und zwar in der Form von Ganglienzellenstreifen; in den betreffenden Nerven findet man auch isolierte Ganglienzellen, und zwar in einer bedeutenden Entfernung vom Ganglion geniculi. Ausser diesen Hauptkomplex von Nervenfasern kann man an Präparaten, die mittelst der Weigertschen Methode behandelt worden waren (Taf. 6, Fig. 5), darlegen, dass einige Bündelchen des Nervus intermedius sich durch das Ganglion geniculi direkt in den Nervus petrosus superficialis major begeben. Da die Verhältnisse ungemein kompliziert sind, ist es mir absolut unmöglich, einen sicheren Beweis zu führen, ob uns diese Nervenfasern periphere Ausläufer der überall im Nervus intermedius proxi-

malwärts vom Ganglion geniculi eingestreuten Ganglienzellen vorstellen oder ob es sich hier um centrale Ausläufer von im Nervus petrosus superficialis major selbst eingelegten Ganglienzellen handelt. Es kann endlich auch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, dass vielleicht diese Nervenfasern mittelst des in Rede stehenden Nerven und weiter proximalwärts vom Ganglion geniculi durch den Nervus intermedius in das centrale Nervensystem aus der peripheren Verbreitung des Nervus petrosus superficialis major, eventuell aus dem Ganglion sphenopalatinum gelangen.

An einem Präparate gelang es mir sicherzustellen, dass ein kleines Bündelchen der Facialisfasern an der unteren Seite des Ganglion geniculi sich direkt in den Nervus petrosus superficialis major begiebt; man kann sich vorstellen, dass es sich hier um motorische Fasern handelt, die dann in der peripheren Ausbreitung des Nervus petrosus superficialis major die Muskeln des weichen Gaumens versorgen und zwar direkt oder nach einer Interpolation durch Ganglienzellen des Ganglion sphenopalatinum.

Dadurch sind die komplizierten Verhältnisse noch nicht erschöpft, denn ich konnte feststellen, dass aus der Chorda tympani ohne Unterbrechung, durch die oberflächlichen Schichten des Ganglion geniculi sich Nervenfasern in den Nervus petrosus superficialis major begeben; ein funktionell umgekehrter Verlauf ist auch denkbar. Auch für diese Bündelchen konnte ich die angehörenden Centren, respektive Ganglienzellen nicht sicherstellen.

3. Es wird allgemein angegeben, dass der Musculus stapedius von den motorischen Fasern des Nervus facialis versorgt wird; diese Beziehung wird von Rabl (17) durch die genetischen Verhältnisse erklärt. Rabl (17) führt den Beweis durch, wie wir oben gesehen haben, dass der Facialis der Nerv des Hyoidbogens ist; der Steigbügel geht aus dem proximalen Ende des Blastems

des Reichertschen Knorpels hervor, und da ist es nach Rabl (17) leicht begreiflich, dass der Muskel, welcher diesen Muskel bewegt, von dem Nerven des Hyoidbogens, also vom Facialis versorgt wird. Diese Verhältnisse sind aber nicht so einfach: es ist unstreitig, dass in den Nervus stapedius motorische Fasern und zwar aus dem Nervus facialis gelangen, es ist aber sehr schwer, ja sogar unmöglich, über folgende Verhältnisse beim Ziesel Aufschluss zu geben: an horizontalen Schnitten, die durch das ganze Ohr geführt worden waren, gelang es mir nachzuweisen, dass der Nervus stapedius von der medialen Seite des Nervus facialis seinen Ursprung nimmt und zwar von dem Teile, welcher im Mittelohre eine ganz geringe distale Neigung zeigt; der Nervus stapedius gelangt in den gleichnamigen Muskel in einen proximal konkaven Bogen.

In ca. 50 untersuchten Fällen konnte ich sicherstellen:

1. dass in den Nervus stapedius Fasern sich begeben, die denselben Charakter wie die Intermediusfasern aufweisen;

2. dass diesen Nervenbündelchen ein kleineres mikroskopisches Ganglion angehört, welches sich an der Abgangsstelle dieses Nerven vom Facialisstamme befindet und dessen Ganglienzellen mit jenen des Ganglion geniculi identisch sind; es handelt sich nicht um sympathische, an die hier verlaufenden Blutgefässe gebundene Ganglienzellen.

Wenn auch in dem Nervus stapedius motorische Nervenfasern enthalten sind, ist es absolut unmöglich — wenigstens auf Grund der heutigen Ansichten über die Bedeutung der peripheren, speziell spinalen Ganglienzellen und solcher, welche sich in den den Spinalganglien entsprechenden Ganglien befinden (und für ein dem Spinalganglion analoges Ganglion wird auch das Ganglion geniculi gehalten) — eine zutreffende Erklärung zu geben, welche Funktion jenem mikroskopischen Ganglion des Nervus stapedius zukommt.

Dass es wirklich Intermediusfasern sind, dafür kann ich ausser der eben beschriebenen direkten Verfolgung der betreffenden Nervenfasern noch einen experimentellen Beweis führen: bei zwei Zieseln vollführte ich eine Zerstörung der Cochlea, wobei auch der Nervus facialis im Meatus acusticus internus durchgetrennt worden war; das Ganglion geniculi blieb vollkommen intakt: nach der Marchi'schen Methode zeigte der

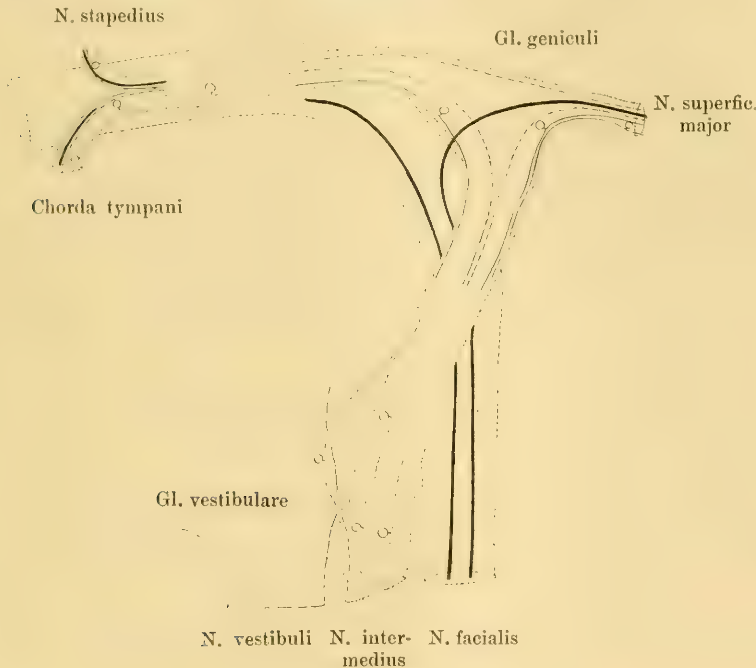


Fig. 1.

Nervus facialis in der Peripherie einen totalen Zerfall, wogegen der Nervus stapedius und sein Ganglion fast unversehrt waren, nur eine unbedeutende Anzahl der in demselben enthaltenen Facialisfasern war kugelig zerfallen.

Alle dem Nervus intermedius angehörenden Bündelchen werden in die eben angeführten drei Nerven, nämlich die Chorda tympani, den Nervus petrosus superficialis major und den Nervus

stapedius abgegeben, denn es lassen sich im Facialisstamme nach seinem Austritte aus dem Foramen stylomastoideum die für den Nervus intermedius charakteristischen Nervenfasern nicht mehr nachweisen.

Die eben angeführten Befunde beim Ziesel können folgend kurz gefasst werden:

I. Der Nervus intermedius endet in dem proximalsten Teile des Nucleus sensibilis des gemischten Seitensystems.

II. Der Nervus intermedius ist durch zahlreiche Kerne, welche teils der Schwannschen Scheide der feinen markhaltigen Nervenfasern, teils den marklosen Nervenfasern angehören, ausgezeichnet.

III. Überall in den Bündeln des Nervus intermedius können Ganglienzellen, die denselben Typus wie jene im Ganglion geniculi aufweisen, eingestreut sein.

IV. Der Nervus intermedius gelangt in der Peripherie (siehe Textfig. 1):

1. in die Chorda tympani; diese enthält:
   a) periphere Ausläufer der Ganglienzellen des Ganglion geniculi;
   b) centrale sowie periphere Ausläufer der in derselben an verschiedenen Stellen sich befindenden Ganglienzellen;
   c) Nervenfasern unbekannten Ursprungs;
   d) direkt aus dem Nervus petrosus superficialis major verlaufende Nervenfasern.

2. In den Nervus petrosus superficialis major; dieser enthält:
   a) periphere Ausläufer der Ganglienzellen des Ganglion geniculi;

b) Ausläufer der in ihn eingestreuten Ganglienzellen;
c) direkte Fasern aus dem Nervus intermedius;
d) direkte Fasern aus der Chorda tympani;
e) Facialisfasern.

3. In den Nervus stapedius; dieser enthält:
a) vielleicht periphere Ausläufer der Ganglienzellen des Ganglion geniculi;
b) Ausläufer der Ganglienzellen, welche ein kleines mikroskopisches Ganglion bilden, das sich an der Abgangsstelle dieses Nerven vom Facialisstamme befindet;
c) Facialisfasern.

V. Nachdem der Facialisstamm den Canalis facialis verlassen hat, enthält er keine dem Nervus intermedius angehörenden Nervenfasern mehr.

Nachdem wir die Verhältnisse des Nervus intermedius beim Ziesel geschildert haben, können wir jetzt an dieselben beim Menschen näher eingehen, wobei wir uns an folgende Anordnung halten wollen:

I. Wie verhält sich der Nervus intermedius bei seinem Eintritte in das centrale Nervensystem?

II. Wodurch ist der Nervus intermedius besonders gegen den Nervus facialis charakterisiert?

III. Wie verhält sich der Nervus intermedius in seiner peripheren Ausbreitung?

I. Das Verhältnis des Nervus intermedius zum Hörnerven beim Eintritte in das centrale Nervensystem ist dadurch gekennzeichnet, dass dieselben auf eine bestimmte Distanz zu-

sammenfliessen, wobei der Hörnerv in seinen Ramus cochleae und vestibuli noch nicht geteilt ist; solange die Fila radicularia der genannten Nerven der Schwannschen Scheide entbehren, kann man mit Sicherheit nicht entscheiden, zu welchem von den Nerven das oder jenes Bündel gehört; die Intermediusbündeln erreichen ihr ausgeprägtes Aussehen erst mit der Schwannschen Scheide. Wie sich der betreffende Nerv im verlängerten Mark verhält, darüber habe ich beim Menschen keine eigenen speziellen Erfahrungen.

II. Histologisch konnte ich beim Menschen über den Nervus intermedius folgendes sicherstellen. In dieser Hinsicht muss ich vorausschicken, dass ich mich zwar bemühte, ein so frisches Material zu bekommen, als es überhaupt möglich war, dass aber die angefertigten Präparate nicht so instruktiv waren, wie jene vom Ziesel und anderen Tieren.

1. An mittelst Osmiumsäure fixierten und zerzupften Präparaten konnte ich im Nervus intermedius zweierlei Nervenfasern und zwar markhaltige stärkere und schwächere und marklose finden. Der Durchmesser der markhaltigen Nervenfasern betrug ca. 14 μ, resp. 8 μ, der Achsencylinder 6 μ und 2,5 μ. Die marklosen Nervenfasern konnte ich auf längere Distanz nicht isolieren, wie es beim Ziesel möglich war, denn alle Versuche scheiterten an der ungenügenden Frische des Materials. Doch konnte ich feststellen, dass es unsegmentierte Nervenfasern sind, die sehr oft feine Bündelchen bilden; die Länge der Kerne beträgt 25 μ, die Breite 3 μ, die Dicke der Achsencylinder 2,5 μ. Die Kerne der Zellen der Schwannschen Scheide weisen ein gewöhnliches Aussehen auf. Diese Kerne, die Kerne der marklosen Nervenfasern und endlich Zellenkerne zahlreicher Blutkapillaren bedingen die Kernigkeit des Nervus intermedius, durch welche er von den benachbarten Zellen sehr deutlich gekennzeichnet ist (vgl. Taf. 7/8, Fig. 3a und 3b) und zwar an Längs- wie auch an Querschnitten.

An diesen Präparaten ist noch ein anderer Umstand auffallend, nämlich der, dass der Nervus facialis aus Nervenfasern, die (vgl. Taf. 7/8, Fig. 1) beiläufig gleichen Durchmesser von 16 μ aufweisen, zusammengesetzt ist, wogegen der Nervus intermedius, wie oben angeführt wurde, durch Nervenfasern verschiedenen Kalibers gebildet wird. Die dickeren und dünneren Nervenfasern sind individuell verschieden gruppiert insofern, dass der Nervus intermedius aus einzelnen, frei nebeneinander gelagerten Bündelchen besteht, die meistens eine solche Zusammensetzung zeigen, dass (vergl. Taf. 7/8, Fig. 2) dünnere Nervenfasern (6 μ) überhandnehmen und zwischen diesen dickere Nervenfasern einzeln oder wieder in Bündeln eingestreut sind. In einem Falle gehörte zum Nervus intermedius ein vom stärkeren Perineurium umgegebenes Bündelchen, dessen Peripherie durch stärkere markhaltige Nervenfasern gebildet war, wogegen das Centrum bloss aus feinen, auch markhaltigen Fasern bestand.

Es soll als bemerkenswert hervorgehoben werden, dass der Nervus glossopharyngeus auf dem Längsschnitte eine grosse Ähnlichkeit mit dem Nervus intermedius zeigt (vergl. Taf. 7/8, Fig. 4 und 3a); alle beide unterscheiden sich auffallend vom Nervus facialis (Taf. 7/8, Fig. 3b).

Um über die feinere Struktur des Ganglion geniculi, welches uns das trophische Centrum wenigstens für die Mehrzahl der Intermediusfasern vorstellt, mich zu belehren, benützte ich die Cajalsche (69) Methode II, die sich mir sehr gut bewährte. An den 5—8 μ dicken Paraffinschnitten ist vor allem auffallend, dass die Achsencylinder des Nervus intermedius durch ihre Feinheit und Dichtigkeit sich von jenen des Nervus facialis unterscheiden; die vorwiegend dünneren 2 μ messenden Achsencylinder des Intermedius sind dichter nebeneinander gelagert als die dickeren ca. 5 μ messenden des Facialis.

In Bezug auf die Form der das Ganglion geniculi zusammensetzenden Ganglienzellen konnte ich ausser allen Zweifel

sicherstellen, dass unipolare Ganglienzellen des Typus T überhandnehmen, obzwar es selbstverständlich nicht möglich ist, auf eine grössere Distanz an so dünnen Schnitten die Ausläufer zu verfolgen. Es kann als sehr wahrscheinlich bezeichnet werden, dass vereinzelt auch multipolare Ganglienzellen vorkommen; mit Bestimmtheit kann ich es deshalb nicht behaupten, da es sehr schwer, ja sogar unmöglich ist, in einem 6 μ dicken Schnitte die Ganglienzelle so zu treffen, dass zugleich in einem Schnitte mehrere Ausläufer im grösseren Umfange durchgeschnitten wären. An Ganglienzellen des Typus T sieht man sehr gut, dass ein Ausläufer fast die ganze Zelle umgreift, indem er dieselbe kreisförmig umgiebt. (Obzwar sich nach der Angabe Cajals (69) mittelst dieser Methode die Neurofibrillen in den Ganglienzellen imprägnieren sollen, waren in meinen Präparaten die Fibrillen nicht sichtbar, da das Protoplasma der Ganglienzellen von einem Niederschlage in Form eines feinkörnigen schwarzbraunen Pigmentes erfüllt war.)

2. Ein weiteres, den Nervus intermedius charakterisierendes Merkmal besteht darin, dass in seinen Nervenbündeln überall Ganglienzellen vorkommen können, deren Anzahl und Gruppierung individuellen Schwankungen unterliegt. Dicht beim Eintritte dieses Nerven in das centrale Nervensystem fand ich niemals Ganglienzellen, je mehr man sich dem Meatus acusticus internus nähert, desto zahlreicher sind dieselben. Die Ganglienzellen kommen entweder einzeln vor oder sind strangförmig geordnet, oder bilden kleine mikroskopische Ganglien (Taf. 7/8, Fig. 5). Allgemein kann man sagen, dass die Anzahl der Ganglienzellen, die ihrer Form und Grösse nach jenen im Ganglion geniculi entsprechen und abgesprengte Teile desselben uns vorstellen, desto geringer wird, je mehr man sich von diesem Ganglion, sei es proximalwärts oder distalwärts, entfernt. Solche disperse mikroskopische Ganglien fand ich in Intermediusbündeln im Verlaufe durch den Meatus acusticus

internus (in einem Falle ca. 30), und zwar fast konstant; weiter setzt sich das Ganglion geniculi in Form von Ganglienzellensträngen weit in den Nervus petrosus superficialis major fort; endlich kommen Ganglienzellen in dem Nervenbündel vor, das aus dem Ganglion geniculi seinen Ursprung nimmt und den Nervus facialis peripherwärts begleitet. In dieser peripheren Fortsetzung des Nervus intermedius fand ich an Präparaten nach der Cajalschen (69) Methode Ganglienzellen des Typus T, deren peripherer Fortsatz in der Richtung gegen das Foramen stylomastoideum, der proximale in das Ganglion geniculi verfolgt werden konnte; es war nicht möglich festzustellen, ob derselbe hier endet oder ohne Interpolation durch das Ganglion weiter verläuft. Ich möchte als sehr interessant den Befund einer typischen bipolaren Ganglienzelle peripherwärts vom Ganglion geniculi (Tafel 7/8, Fig. 8) hervorheben; die Richtung der Fortsätze ist centripetal und centrifugal. Wenn das Ganglion geniculi den spinalen Ganglien homolog ist (von Lenhossék [19]), dann soll es nach v. Koelliker (68) unipolare Ganglienzellen enthalten. Obzwar die Ganglienzellen den Typus T aus bipolaren sich entwickeln, so dass zwischen beiden Gattungen kein prinzipieller Unterschied besteht, ist doch der Befund einer bipolaren Ganglienzelle beim erwachsenen Menschen ausser dem Ganglion vestibulare und spirale bemerkenswert.

Es handelt sich nun darum, die Bedeutung dieser dispersen Ganglien zu erörtern. Es war bisher allgemein geltend, dass das Ganglion geniculi das eigentliche Centrum für den Intermedius bildet; diese Ansicht muss insofern ergänzt werden, dass für diesen Nerven ausser diesem Hauptcentrum noch selbständige Nebencentren, nämlich die dispersen Ganglien, welche in individuell verschiedener Anzahl vorkommen, bestehen; diese Anschauung wird dadurch begründet, dass einzelne Intermediusbündel im Ganglion geniculi durch Ganglienzellen nicht interpoliert sind, ein Beweis

dafür, dass sie hier nicht ihren Ursprung nehmen. In klinischer Hinsicht geht die Bedeutung dieses Befundes aus folgender Erwägung hervor: aus einem bestimmten Symptomenkomplex urteilt man, dass es sich um Beschädigung des Ganglion geniculi handelt, wenn durch die Degeneration der aus dem Ganglion stammenden Nerven ihre Funktion gestört ist; aus den angeführten anatomischen Thatsachen ist ersichtlich, dass nicht alle Fasern dieser Nerven ihren Ursprung aus dem Ganglion geniculi nehmen, sondern aus den zerstreuten Ganglien und es ist begreiflich, dass der Locus laesionis überhaupt wo anderwärts sich befinden kann, oder dass der pathologische Prozess auch weiter gelegene Partien ergriffen hat: so kann derselbe z. B. bis im Meatus acusticus internus lokalisiert sein, wo er die in Intermediusbündeln sich befindenden Ganglien zerstört. In diesen individuellen Variationen liegt der Grund, warum die klinischen Fälle so bunt erscheinen.

III. Wir wollen jetzt daran herantreten, welche mikroskopisch topographischen Verhältnisse das Ganglion geniculi aufweist und an Bildung welcher Nerven die peripheren Ausläufer der das betreffende Ganglion zusammensetzenden Ganglienzellen teilnehmen; in dieser Hinsicht will ich in Bezug auf individuelle Verschiedenheiten einige typische Fälle näher beschreiben. Was die Beschreibung angeht, ist dieselbe rein deskriptiv d. h. es wird unentschieden gelassen, ob die Nervenfasern centripetal oder centrifugal verlaufen.

1. Nervus facialis mit dem Ganglion geniculi der linken Seite — horizontale Schnitte.

Im Verlaufe des Intermedius durch den Meatus acusticus int. sind in seine Bündel einzelne oder strangförmig geordnete Ganglienzellen eingestreut; dieser ganze Nerv tritt in das Ganglion geniculi ein und zwar so, dass derselbe den Nervus facialis von der dorsalen Seite her überschreitet, wobei er zuerst seine proximale Seite erreicht, um endlich ventralwärts gelagert

zu sein. Das Ganglion geniculi, das die ventrale Seite des Facialis genu einnimmt, besteht an seiner Oberfläche aus dichtem Nervenfasergeflechte, wogegen die Ganglienzellen sich mehr in der Tiefe befinden. Den Hauptsubstrat des Ganglion geniculi bilden die beim Menschen nicht so scharf wie bei Tieren ausgeprägten Intermediusfasern. Aus der ventroproximalen Seite des Facialisstammes dringt ein ziemlich starkes Bündelchen in das Ganglion ein, die übrigen verlaufen frei weiter peripherwärts. Aus dem Ganglion geniculi stammen:

a) der N. petrosus superficialis major, in welchem Ganglienzellen sich finden,

b) ein Nervenfaserbündel, welches die laterale Seite des Facialis einnimmt und welches wir auch weiter unten als die periphere Fortsetzung des Intermedius bezeichnen wollen. Zu diesen Nervenfasern gesellen sich noch Fasern aus dem N. petrosus superficialis major, die durch das Ganglion geniculi verlaufen ohne eine Unterbrechung seitens Ganglienzellen zu erfahren. Es lässt sich nicht nachweisen, woher diese Fasern stammen.

2. Ganglion geniculi nach der Cajalschen Methode — horizontale Schnitte.

Im Meatus acusticus internus verlaufen die mehr weniger frei gelegenen Facialisbündel parallel; am Knie verflechten sich die dem Ganglion geniculi anliegenden Bündel vielfach; aus diesem Geflechte gelangen einzelne feine Bündelchen, die auch retrograd verlaufen, in den Hilus des Ganglion geniculi, wo sie sich verlieren; umgekehrt sieht man hier Nervenfasern aus dem Ganglion in den Facialis eintreten, und an diese ist die Anwesenheit von Ganglienzellen in dem genannten Nerven gebunden. Nachdem der Hauptkomplex der Intermediusfasern sich in das Ganglion geniculi einsenkte, teilt er sich in zwei Richtungen und zwar verläuft er teils zum Nervus petrosus superficialis major ventralwärts, teils dorsalwärts in die Peripherie des Nervus

facialis. Die Ganglienzellen sind hauptsächlich in das Centrum des Bündelgeflechtes eingenommen, wogegen dessen Oberfläche nur von Nervenfasern gebildet wird und wo nur einzelne Ganglienzellen vorkommen. Aus dem Nervus intermedius lassen sich direkte Bündel in die periphere Fortsetzung, die sich dem Facialis anlegt, verfolgen, weniger sicher ist in diesem Falle der gerade Verlauf in den Nervus petrosus superficialis major. Diesen Nerven habe ich in einer Entfernung von 1 cm vom Ganglion geniculi in Paraffinserienschnitte zerlegt: in der Mehrzahl kommen hier sehr feine Achsencylinder vor, die durch ihre dichte Anordnung dem Intermedius entsprechen, hie und da sind so dicke Nervenfasern wie im Nervus facialis. In der Mitte des betreffenden Felsenbeinnerven verläuft eine kleine Arterie. Zwischen den Nervenfasern befinden sich einzelne Ganglienzellen desselben Gepräges wie jene im Knieganglion.

3. Ganglion geniculi mit dem Nervus facialis der rechten Seite bei einem Weibe — auf die Verlaufsrichtung des Facialis senkrecht geführte Schnitte.

An der Serie vom Nervus petrosus superficialis major anfangend finden wir, dass in dem für diesen Nerven an der Felsenbeinpyramide bestimmten Sulcus fünf ungleich dicke Bündelchen gelagert sind, die sich in der Richtung zum Ganglion geniculi geflechtartig mischen, wobei in dieselben einzelne Ganglienzellen und mikroskopische Ganglien eingestreut sind. Die Facialisbündel bilden am Ganglion geniculi ein Geflecht, das grösstenteils mit dem Knieganglion nicht in Verbindung steht, sondern von demselben durch Bindegewebe gesondert ist. Wo die beiden Gebilde zusammentreffen, kommt es zu einem wechselseitigen Faseraustausch, was dadurch bewiesen wird, dass im Ganglion geniculi auf den Querschnitten Nervenfasern getroffen sind, die vollkommen jenen im Nervus facialis enthaltenen entsprechen und dass im peripheren Facialisstamme Ganglienzellen vorkommen. An der Stelle, wo der Nervus intermedius den Facialis schief

kreuzt, ist dieser rinnenförmig ausgehöhlt; zwischen beiden Nerven ist eine kleine Menge von Bindegewebe, welches nur dort verschwindet, wo die Facialisfasern in das Ganglion eintreten.

Wenn wir die Serie in dorsaler Richtung durchmustern, finden wir an den Querschnitten des Nervus facialis, dass derselbe eine ovale Form hat und von einem starken Perineurium umgeben wird. Denken wir uns den Querschnitt des Antlitznerven in 4 Quadrante geteilt, dann können wir an der Oberfläche des lateralen unteren Quadranten ein abgerundet langgezogenes dreieckiges Feld sicherstellen, welches gegen die übrigen Facialisbündel an verschiedenen Stellen mehr oder weniger scharf durch das endoneurale Bindegewebe abgegrenzt wird (Tafel 7/8, Fig. 6 und 7). Dieses Feld enthält die Nervenfasern der höher erwähnten peripheren Fortsetzung des Intermedius, was ausser dem direkten Zusammenhange mit dem Ganglion geniculi auch dadurch bezeugt wird, dass das Feld das typische Gepräge des Nervus intermedius — zahlreiche Kerne und vorwiegend feine Nervenfasern — besitzt. An verschiedenen Stellen sind in diesem Felde stärkere Nervenfasern, welche von jenen des Nervus facialis sich nicht unterscheiden lassen, enthalten und nehmen besonders die Peripherie dieses Segmentes ein; an der Grenze des lateralen oberen Quadranten fehlen stärkere Nervenfasern vollkommen.

Der erste Ast des Facialis, der Nervus stapedius ist aus stärkeren Nervenfasern zusammengesetzt; es lassen sich bei diesem Nerven keine direkten Beziehungen zum Nervus intermedius feststellen, wie solche beim Ziesel bestehen. Wenn wir den höher angeführten Umstand in Erwägung ziehen, dass zwischen dem Facialisknie und Ganglion geniculi ein Faseraustausch stattfindet, der dadurch bewiesen wird, dass an dieser Stelle im Facialisstamme Ganglienzellen aufgefunden werden, dann können wir als möglich bezeichnen, dass in den Nervus stapedius auch solche Fasern gelangen, die dem Intermedius

angehören und im Facialis vereinzelt verlaufen; diese Annahme wird besonders durch die Thatsache bekräftigt, dass ich im Nervus stapedius einzelne Ganglienzellen vorfand, deren Vorkommen uns lebhaft an jenes mikroskopische Ganglion beim Ziesel erinnert, welches man an der Abgangsstelle des Nervus stapedius konstant antrifft und das an die Intermediusfasern gebunden ist. Die Bedeutung dieser Ganglienzellen ist auch beim Menschen absolut unerklärbar.

Weiter in der Peripherie spaltet sich von dem eben beschriebenen Facialissegmente ein feines Ganglienzellen enthaltendes Bündelchen, weiter distalwärts teilt sich der grösste Teil dieses Segmentes ab um mit dem erwähnten Bündelchen die Chorda tympani, in welche auch direkte Facialisfasern übergehen, zu bilden. Daraus ist ersichtlich, warum die Chorda tympani denselben Charakter wie der Nervus intermedius zeigt. Durch den Abgang der Chorda tympani wird jenes Segment nicht total erschöpft, sondern es besteht im Facialisstamme auch weiter in der Peripherie ein stark abgeplattetes Bündelchen, dessen Endverzweigung ich nicht sicherstellen konnte. Es besteht also in dieser Hinsicht ein vom Ziesel abweichendes Verhalten, denn dort wird die periphere Fortsetzung des Nervus intermedius im ganzen von der Chorda tympani aufgenommen.

In dem beschriebenen Falle fehlte der Nervus petrosus superficialis minor.

4. Nervus facialis peripher vom Ganglion geniculi.

An Längsschnitten kann man die aus dem Ganglion geniculi stammenden Fasern als selbständiges nur an manchen Stellen gegen die Facialisfasern deutlicher abgegrenztes Bündel unterscheiden. Bloss an der Umbiegungsstelle des Antlitznerven in distale Richtung fand ich in dem angeführten Bündel eine Ganglienzelle.

5. Die Abgangsstelle der Chorda tympani — Längsschnitte (Fig. 2).

Die Chorda tympani wird durch Nervenfasern gebildet, die die ventrale Seite des Nervus facialis einnehmen; dieselben biegen in ziemlich scharfem Bogen um und werden von direkt in die Peripherie verlaufenden Fasern durchgesetzt. Nebst dem kommen hier Nervenfasern vor, die aus der Chorda tympani

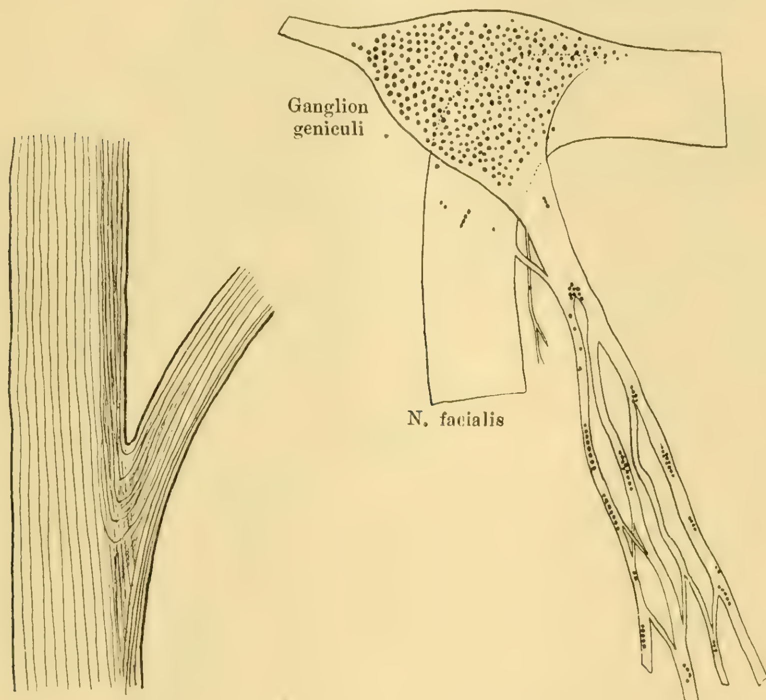


Fig. 2. Fig. 3.

in die Peripherie des Facialis (funktionell vielleicht umgekehrt) verlaufen, deren Herkunft vom anatomischen Standpunkte absolut unbekannt ist. In der Chorda tympani und im Facialisstamme in der nächsten Umgebung der Abgangsstelle der Chorda tympani bis zum Foramen stylomastoideum fehlen Ganglienzellen vollständig.

6. Nervus facialis mit dem Ganglion geniculi der linken Seite — horizontale Schnitte (Fig. 3).

Makroskopisch wird der Nervus intermedius von zahlreichen vielfach sich durchflechtenden sehr feinen Bündeln gebildet, welche in einen stärkeren Stamm zusammenfliessend den Facialis kreuzen und in das Ganglion geniculi sich einsenken; unter der Lupe konnte ich ein direktes Bündelchen in den Nervus petrosus superficialis major verfolgen.

Bei histologischer Untersuchung zeigte es sich, dass es sich hier um einen besonders interessanten Fall handelt und zwar deshalb, da in dem Nervus intermedius eine ungewöhnlich grosse Menge von Ganglienzellen enthalten war. Noch bevor der Nervus intermedius den Meatus acusticus internus erreicht, verbinden sich seine Bündel geflechtartig und fast in jedem Bündel befinden sich Ganglienzellen vereinzelt zerstreut oder kleine strangförmige mikroskopische Ganglien bildend, die besonders dort vorkommen, wo die Bündel zusammenfliessen. Solcher Gruppen habe ich hier circa dreissig gefunden. Ausser diesen direkt an die Intermediusfasern gebundenen Ganglienzellen fand ich noch einige im Facialis und zwar schon im Meatus acusticus internus, was dadurch erklärt wird, dass in diesen Nerven durch Anastomosen Intermediusfasern eingetreten sind. Aus diesem Befunde ist einleuchtend, welche individuelle Schwankungen hier zur Geltung kommen, denn hier ist der Nervus facialis schon ein gemischter Nerv, bevor er in nähere Beziehung zum Ganglion geniculi tritt.

Am Knie bilden die Facialisfasern ein dichtes Geflecht, das vom Ganglion geniculi durch Bindegewebe mit zahlreichen Gefässen geschieden wird; an dieser Stelle begeben sich feine Facialisbündelchen in das Knieganglion, wo sie sich allmählich verlieren; bloss eines von diesen konnte ich weiter verfolgen: dasselbe tritt in das Ganglion geniculi ein, erreicht weiter seine Oberfläche, verlässt es und wendet sich ventralwärts dem Nervus

petrosus superficialis major zu, wobei aus dem Ganglion geniculi stammende Fasern sich ihm zugesellen; dieses Bündelchen enthält eine strangartige Ganglienzellengruppe. Selbstverständlich wurde auch der makroskopische Befund des direkt vom Intermedius in den Nervus petrosus superficialis major sich fortsetzenden Bündelchen sichergestellt. Zwischen den eben genannten Nerven und der peripheren Fortsetzung des Nervus intermedius verläuft ein direktes, das Ganglion geniculi durchsetzendes Bündelchen.

7. Ganglion geniculi der rechten Seite — mit der Oberfläche des Ganglion parallele Schnitte.

Makroskopisch sieht man, dass der Intermedius vor der Einsenkung in das Ganglion in feine Bündelchen zerfällt.

An dieser Serie war besonders lehrreich das Verhältnis des Nervus facialis zum Ganglion geniculi. Nachdem der Nervus intermedius den Antlitznerven gekreuzt hat, gelangt er an seine ventrale Seite und, indem er in gegenseitig parallele Bündelchen zerfällt, senkt er sich in das Ganglion geniculi ein; der Richtung dieser Bündelchen entsprechen das Ganglion zusammensetzende Ganglienzellengruppen. An der Stelle der schärfsten Biegung des Facialisknies, wo seine dem Ganglion zugewandten Nervenfasern ein dichtes Netz bilden, dringen einige Bündel in das Ganglion ein, welches ebenfalls so wie der Nervus intermedius gegen den Nervus facialis durch starke bindegewebige Schicht abgegrenzt wird; die vom Ganglion am meisten entfernten Facialisbündel nehmen an der Netzbildung nicht teil, sondern wenden sich allmählich dorsalwärts. Im Meatus acusticus internus sind im Intermedius kleine Ganglien. An der Oberfläche des Ganglion geniculi verläuft ein direktes mit einem Ganglienzellenstrange versehenes Bündel aus der peripheren Fortsetzung des Intermedius in den Nervus petrosus superficialis major; an das Ganglion giebt es mehrere Nervenfasern ab.

8. Der Austritt des Nervus petrosus superficialis major aus dem Ganglion geniculi (Fig. 4).

An den mit der Richtung der den betreffenden Nerven zusammensetzenden Bündeln parallel geführten Längsschnitten kann man vor allem feststellen, dass der Hauptkomplex der Felsenbeinnervenfasern aus dem Ganglion geniculi seinen Ursprung nimmt und dass dieses in den Nervus petrosus superficialis major in der Form von Ganglienzellensträngen sich fortsetzt. Von der lateralen Oberfläche des Ganglion gesellen sich diesen Fasern noch jene zu, welche sich neben der peripheren

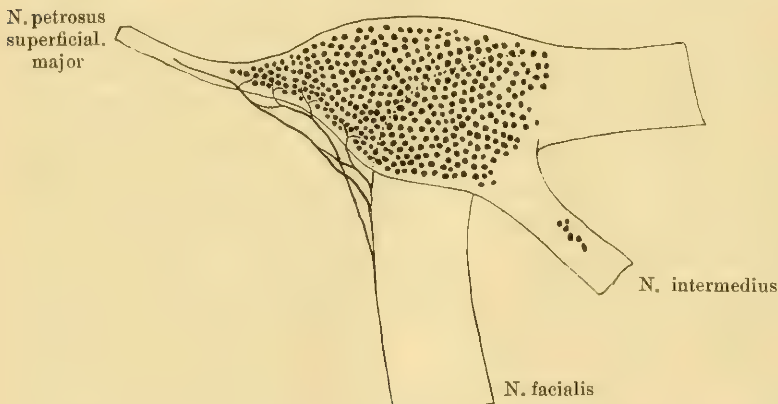


Fig. 4.

Fortsetzung des Intermedius im Facialisstamme befinden; durch diese Fasern, deren Herkunft und Bedeutung unklar ist, werden gewisse Partien des Ganglion geniculi in Streifen abgesprengt An der ventralen Unterfläche des Ganglion befindet sich ein vom Bindegewebe umgebenes Nervengeflecht, dessen Fasern direkt aus dem Nervus facialis stammen und denselben proximalwärts von seinem Genu verlassen; diese Bündelchen senken sich teils in das Ganglion ein, teils konstituieren sie ein stärkeres Bündel, welches sich an der Abgangsstelle des Nervus petrosus superficialis major in zwei Äste teilt, von welchen der eine

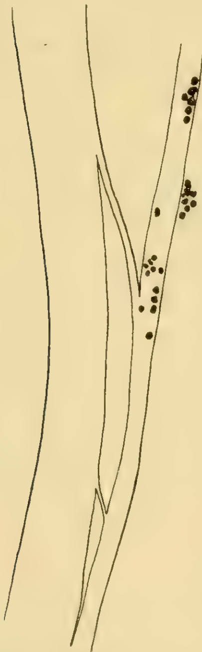
proximalwärts sich begebend im Ganglion geniculi sein Ende findet, wogegen der distale an der Bildung des Felsenbeinnerven partizipiert. In diesem Falle konnte ich also den direkten Übergang der Facialisfasern in den Nervus petrosus superficialis major sicherstellen.

9. Periphere Fortsetzung des Nervus intermedius.

Ich habe schon angeführt, dass aus dem Ganglion geniculi stammende Nervenfasern als die periphere Fortsetzung des Nervus intermedius die laterale Seite des Nervus facialis einnehmen; nebst dem existieren Fälle wie z. B. der eben beschriebene, wo hinter dem Ganglion geniculi im Facialisstamme, also nicht an seiner Oberfläche Intermediusfasern mit Ganglienzellen vorkommen. Wohin sich diese Nervenfasern begeben, ist nicht möglich sicherzustellen; es drängt sich die Annahme auf, dass sie in den Nervus stapedius gelangen, obzwar nicht ausgeschlossen ist, dass sie den Nervus facialis bis in seine periphere Ausbreitung begleiten. In diesem Falle war der Intermedius durch sehr zahlreiche Ganglienzellen in seinem Verlaufe durch den inneren Gehörgang bis hinter das Ganglion geniculi gekennzeichnet.

Durch diese Beispiele ist klar dargestellt worden, dass das eigentliche Centrum für die Intermediusfasern das Ganglion geniculi und der ganze Komplex von mikroskopischen accessorischen Ganglien bildet und dass derselbe Nerv teils in den Nervus petrosus superficialis major verfolgt werden kann, teils ein selbständiges in den Nervus facialis eingenommenes Bündel formt; diese periphere Fortsetzung des Nervus intermedius partizipiert teils an der Bildung der Chorda tympani, teils begleitet sie den Nervus facialis weiter in die Peripherie.

Wir werden jetzt näher an die Frage eingehen, wie sich die Chorda tympani in ihrer peripheren Ausbreitung verhält. Wie wir gesehen haben, sind in der Chorda tympani vorwiegend Intermediusfasern, weiter Facialisfasern und Fasern unbekannten Ursprunges und Bedeutung enthalten; zu den letztgenannten gehören Nervenfasern des direkten den Nervus petrosus superficialis major mit der peripheren Intermediusfortsetzung verbindenden und an der Oberfläche des Knieganglion verlaufenden Bündels und weiter Nervenfasern, welche die Chorda tympani mit der Peripherie des Facialis in Zusammenhang bringen (s. Taf. 3, Fig. 2 B).


Fig. 5.

Nachdem die Chorda tympani die Paukenhöhle verlassen hat, legt sie sich an die dorsale Seite des Nervus lingualis distalwärts von der fast konstanten Anastomose zwischen dem Nervus mandibularis und lingualis an. An der Stelle, wo die Chorda tympani zu dem Nervus lingualis in nähere Beziehung tritt, habe ich folgende Verhältnisse in einem Falle angetroffen. (Fig. 5.) Der Nervus lingualis gab ein feines Bündelchen ab, welches die Chorda tympani teilweise deckte und mit derselben distalwärts verlief, bis beide ein einheitliches an der dorsalen Seite des Nervus lingualis sich befindendes Bündelchen bildeten. In verschiedener Höhe fand ich hier in der Chorda tympani einzelne Ganglienzellen und auch strangartige Gruppen derselben; ausserdem war die dorsale Seite der Chorda tympani mit einem kleinen Ganglion versehen, das direkt in die Nervenbündel nicht eingenommen war.

Nachdem sich die Chorda tympani dem Nervus lingualis innig angeschlossen hat, finden wir an Querschnitten sehr leicht den Durchschnitt der Chorda tympani, die das Gepräge des Nervus intermedius deutlich zeigt. An den Querschnitten der Lingualisäste aus der Zunge ist es nicht mehr möglich, sicher die einer deutlichen Begrenzung hier schon entbehrenden Chordabündel zu unterscheiden. Dieses Verhalten lässt sich dadurch erklären, dass die Chorda tympani durch die Abgabe zahlreicher Nervenfasern an das Ganglion submaxillare im grossen Teile erschöpft wird und der Rest ihrer Fasern an viele Lingualisbündel verteilt wird.

Beim neugeborenen Kinde fand ich, dass das Ganglion submaxillare durch ein Nervengeflecht gebildet wird, dessen Bündel denselben Charakter wie die Chorda tympani aufweisen und überall zahlreiche Ganglienzellenstränge enthalten.

Wie wir der höher angegebenen Litteraturübersicht entnehmen können, werden von den Klinikern die Störungen der Thränensekretion in direkte Beziehung mit den Läsionen in der Gegend des Ganglion geniculi gebracht; wenn diese Anschauung als richtig bezeichnet werden soll, dann müssen wir für die sekretorischen, die Glandula lacrimalis beherrschenden Nervenfasern nur folgende vom anatomischen Standpunkte mögliche Bahn erklären: wenn die Sekretionsfasern aus dem Nervus facialis entspringen, müssen sie durch das Ganglion geniculi, bezugsweise weiter durch den Nervus petrosus superficialis major in das Ganglion sphenopalatinum sich begeben, von diesem in den zweiten Ast des Trigeminus gelangen, um endlich durch die Anastomose des Nervus zygomaticus cum Nervo lacrimali ihr Endziel, d. h. die Thränendrüse zu erreichen. (Jendrassic [57]) Bei der Lösung dieser Frage war in anatomischer Hinsicht in erster Reihe wichtig festzustellen, wie eigentlich sich diese Anastomose verhält, denn sie bildet den Übergangspunkt der sekretorischen Nervenfasern in den eigenen Nerven der

Thränendrüse; ich will in dieser Beziehung hier drei Beispiele anführen.

1. An der rechten Seite (Fig. 6) verläuft der Ramus anastomaticus Nervi lacrimalis cum Nervo zygomatico im ventralwärts konvexen Bogen durch die untere Hälfte der Thränendrüse, ver-

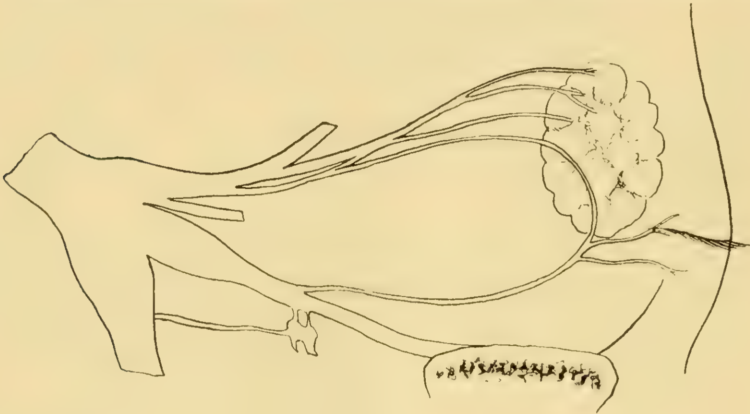


Fig. 6.

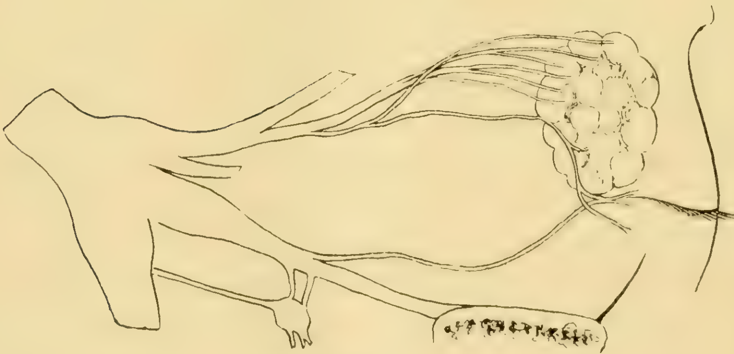


Fig. 7.

lässt sie bei ihrem unteren Pole und erst hier tritt er in Beziehung mit dem Nervus zygomaticus; von dieser Verbindungsstelle begeben sich feine Aste in die Augenlider, kein Ast verzweigt sich hier in der Substanz der Thränendrüse.

2. An der rechten Seite (Fig. 7) entspringt vom Nervus lacrimalis ein Ast, der sich in einer Entfernung von ca. 1 cm von der Thränendrüse in zwei Äste teilt: der proximale kreuzt den ganzen Nervus lacrimalis und gelangt in den oberen Pol der Thränendrüse, der untere begibt sich in den unteren Pol derselben, hier einen schwachen Faden in die Drüsensubstanz sendend; nachdem er die Thränendrüse verlassen hat, verbindet er sich mit dem Nervus zygomaticus, mit welchem er weiter peripher verläuft. Auch in diesem Falle war es mir nicht möglich, auch bei schwacher Vergrösserung mit der Lupe nachzuweisen, dass sich vom Nervus zygomaticus Nervenfasern für die Thränendrüsen abzweigen möchten.

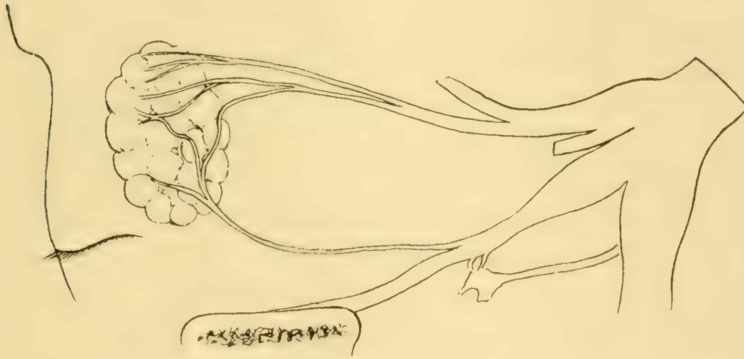


Fig. 8.

3. An der linken Seite (Fig. 8) dient der grössere Teil des Nervus lacrimalis der Versorgung der oberen zwei Drittel der Thränendrüse. In den unteren Pol derselben tritt der Verbindungszweig vom Nervus zygomaticus ein, zerfällt in zwei Äste; der eine verzweigt sich im unteren Pole der Thränendrüse, der zweite steigt in der Drüsensubstanz hinauf und teilt sich wieder dichotomisch: der ventrale Faden wendet sich den Lacrimalisästen zu, der dorsale verlässt die Drüse, legt sich dem Nervus lacrimalis an und verläuft mit dem-

selben proximalwärts; über die physiologische Bedeutung dieser letztgenannten Fasern kann nichts sicheres gesagt werden, es scheint aber unzweifelhaft zu sein, dass es sich hier nicht um einen blossen Übergang der Nervenfasern von einem Aste des Trigeminus in den zweiten handelt.

Die anatomische Untersuchung dieser Fälle ergiebt zunächst, dass zwar eine konstante Anastomose zwischen dem Nervus lacrimalis und zygomaticus besteht, dass aber nicht behauptet werden darf, dass auf diesem Wege dem Nervus lacrimalis, soweit dieser die Thränendrüse versorgt, irgendwelche Fasern direkt aus dem Nervus zygomaticus zugeführt werden — wenigstens nicht in allen Fällen. In manchen Fällen kann man aus dem Nervus zygomaticus Fasern in die Thränendrüse verfolgen und da kann es sich um die Fortsetzung des Nervus petrosus superficialis major handeln und zwar um eine direkte oder indirekte, d. h. durch die Interpolation der Ganglienzellen des Ganglion sphenopalatinum unterbrochene; diese Vermutung wird durch histologische Untersuchung des Nervus lacrimalis und zygomaticus im dritten Falle bekräftigt: ich fand nämlich, dass die Nervenbündel der betreffenden Nerven histologisch sich unterscheiden lassen. Der Nervus zygomaticus erinnert durch seine Vielkernigkeit an den Nervus petrosus superficialis major, was ich jedoch nicht als einen Beweis anführen will, dass zwischen beiden ein direkter anatomischer und funktioneller Zusammenhang besteht. Es handelt sich also höchst wahrscheinlich in den Fällen, wo eine Coincidenz zwischen den Läsionen des Ganglion geniculi und der Thränensekretion besteht, anatomisch um solche Fälle, wo eine wirkliche Anastomose zwischen dem Nervus lacrimalis und zygomaticus existiert und wo dieser Nerv der Thränendrüse Sekretionsfasern zuführt. Man muss an diese individuellen Variationen Rücksicht nehmen, denn dieselben stimmen mit

den tradierten Schematen nicht überein; die Applikation dieser Schemata entbehrt insofern jeder Berechtigung, so lange die klinischen dazu geeigneten Fälle anatomisch gründlich nicht untersucht worden sind.

Die gefundenen Thatsachen lassen sich folgends resumieren (Tafel 9, Fig. 1 und 2):

I. Den Ursprung für den Nervus intermedius bilden die Ganglienzellen des Ganglion geniculi im weiteren Sinne, die den T-Typus aufweisen und deren centrale Ausläufer längs des Nervus acusticus in das centrale Nervensystem einwachsen.

II. In seiner ganzen peripheren Ausbreitung ist der Nervus intermedius folgend charakterisiert:

1. Derselbe enthält sehr zahlreiche Kerne, was dadurch bedingt ist, dass:
   a) an seiner Zusammensetzung vorwiegend sehr feine markhaltige Nervenfasern beteiligt sind; der Kerne der Schwannschen Scheide ist relativ mehr als in Nerven, wo nur starke Nervenfasern vorkommen,
   b) in demselben marklose Nervenfasern enthalten sind,
   c) denselben zahlreiche Blutkapillaren begleiten.
2. Derselbe enthält zahlreiche Ganglienzellen, welche in seinen Bündeln vereinzelt gelagert sind oder kleine mikroskopische Ganglien formen; ihrer Grösse und Form nach entsprechen diese Ganglienzellen vollkommen jenen des Ganglion geniculi. Alle diese Ganglienzellen stellen uns Centren für die Intermediusfasern vor, wodurch die sehr kom-

plizierten Verhältnisse erklärt werden, die dieser Nerv in Bezug auf die Frage zeigt, wo seine Fasern anfangen und wo sie durch Interpolation von Ganglienzellen eine Unterbrechung erfahren.

III. In seiner peripheren Ausbreitung verhält sich der Nervus intermedius in dieser Weise:

1. Von seinen im Meatus acusticus internus verlaufenden Bündeln lassen sich einige direkt, ohne Unterbrechung im Ganglion geniculi in
   a) den Nervus petrosus superficalis major,
   b) die periphere Fortsetzung des Nervus intermedius verfolgen; ihre meisten Nervenfasern werden durch die peripheren Ausläufer der das Ganglion geniculi zusammensetzenden Ganglienzellen gebildet und formen ein selbständiges im Facialisstamme verlaufendes Bündel.

Für diese direkten Nervenfasern können als Centren die dispersen, an verschiedenen Stellen der Intermediusbündel vorkommenden Ganglien angesehen werden.

2. Nach der Interpolation durch Ganglienzellen des Ganglion geniculi setzt sich der Nervus intermedius fort in
   a) den Nervus petrosus superficialis major,
   b) die Peripherie des Nervus facialis und zwar (Fig. 2)
      α) in die Chorda tympani,
      β) in die Endverzweigung des Antlitznerven; dieser Befund ist von jenen beim Ziesel abweichend.

Es sind also einzelne Nerven folgend zusammengesetzt (Fig. 1 und 2):

A. Der Nervus petrosus superficialis major enthält direkte a) und interpolierte a_1) Intermediusfasern und direkte e) Facialisfasern; hie und da kommen in demselben disperse Ganglienzellen vor.

Der an den eben genannten Nerven histologisch erinnernde Nervus zygomaticus (z) anastomosiert mit dem Nervus lacrimalis, giebt aber keine konstanten Zweige an die Thränendrüse ab, kann somit nicht immer sekretorische, für diese Drüse bestimmte Fasern, die von Nervus facialis stammen sollen, enthalten.

B. Die Chorda tympani enthält interpolierte b_1) und vielleicht direkte b) Intermediusfasern, Facialisfasern und gelangt mit dem Nervus lingualis

α) in das Ganglion submaxillare,

β) in die Zunge, wo sie sich einer weiteren Verfolgung entzieht.

Zwischen den beiden angeführten Nerven A und B existiert eine Anastomose c) (Fig. 1) unbekannter Herkunft und Bedeutung. Aus der Chorda tympani begeben sich Nervenfasern in die Peripherie des Nervus facialis oder umgekehrt; auch für diese Bündel d) lässt sich der Ursprung nicht auffinden. Es braucht kaum darauf hingewiesen zu werden, wie verwickelt sich der „centripetale“ resp. „centrifugale“ Verlauf der Chordafasern gestaltet.

C. Der Nervus stapedius enthält direkte Facialisfasern und wahrscheinlich auch Intermediusfasern, wofür die Anwesenheit von Ganglienzellen in diesen Nerven beweisführend spricht.

Litteraturverzeichnis.

1. Arnold, F., Handbuch der Anatomie des Menschen. 1851.
2. Cloquet, Ribes, Hirzel cit. nach Arnold (1).
3. Zlobikowski, Nouvelles recherches sur le filet dentolingual du prof. Sappey. Journal de l'anatomie et de la physiologie. 1870—71.
4. Krause, W., Die Nervenendigungen in der Zunge des Menschen. Göttinger Nachrichten 1870 (Virchows Jahresberichte 1870).
5. Sapolini, Bozzetto neurologico circa il nervo vidiano o ricorente di Merkel. Annali univ. di Med. CCVII. (Virchows Jahresber. 1871.)
6. Frühwald, Über die Verbindung des N. petrosus superf. major mit dem Genu Nervi facialis. Sitzungsber. der Wiener Akad. Bd. 74 (Virchows Jahresber. 1876).
7. Longet, Lenck, Valentin cit. nach Frühwald (6).
8. Bernhardt, M., Neuropathologische Beobachtungen. Archiv für Psychiatrie 1876.
9. Frühwald, Über den Nervus petrosus superficialis major. (Virchows Jahresber. 1877.)
10. Rüdinger cit. nach Frühwald (9).
11. Bigelow, Anatomy and Physiology of the chorda tympani. Brain I. (Virchows Jahresber. 1880.)
12. Schwalbe, G., Lehrbuch der Neurologie 1881.
13. Schiff cit. nach Schwalbe (12).
14. Brücke, Carl, (Enthält die Chorda Geschmacksfasern? Arch. für Ohrenheilkunde 1875) cit. nach Schwalbe (12).
15. Sapolini, Sur un treizième Nerv cérébral. Transact. intern. med. congr. London I. (Virchows Jahresber. 1881.)
16. Erlicki, De la structure du nerf auditive. Archiv de neurol. II. (Virchows Jahresber. 1882.)
17. Rabl, C., Über das Gebiet des N. facialis. Anat. Anzeiger 1887.
18. Penzo, R., Über das Ganglion geniculi und mit demselben zusammenhängende Nerven. Anat. Anzeiger 1893.
19. v. Lenhossék, M., Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane 1894.
20. Cannieu, A., Remarques sur le nerf intermediaire de Wrisberg. Compt. rendus XX. (Virchows Jahresber. 1895).
21. Duval, (Journal de l'anatomie et de la physiologie 1880) cit. nach Cannieu (20) und nach Koelliker (68).

22. Lussana cit. nach Cannieu (20).
23. Scheier, M., Beiträge zur Kenntnis der Geschmacksinnervation und der neuroparalytischen Augenentzündung. Zeitschrift für klin. Medizin 28. (Virchows Jahresber. 1895.)
24. Krause, F., Die Physiologie des Trigeminus und Untersuchungen an Menschen, an denen das Ganglion entfernt worden ist. Münchener med. Wochenschrift 1895.
25. Halban, J., Zur Physiologie der Zungennerven. Wiener klin. Rundschau. 1896.
26. Zander, R., Über das Verbreitungsgebiet der Gefühls- und Geschmacksfasern in der Zungenschleimhaut. Anat. Anzeiger. Bd. XIV.
27. Turner, W. A., Note on the course of the fivres of taste. The Edinbourg med. journ. 2 (Jahresber. über die Fortschritte in der Neur. 1897).
28. Campos, La sécrétion lacrymale après la section du grand nerf petreux superficial. Compt. rendus X. (Jahresber. über die Fortschr. in der Neur. 1897.)
29. Dixon, F. A., On the course of the taste fivres. The Edinb. med. Journ. New Ser. 43. (Jahresber. über die Fortschr. in der Neur. 1897.)
30. Gowers cit. nach Dixon (29) (Gowers Lehrbuch der Nervenkrankheiten Bd. II) und nach Köster (54).
31. His cit. nach Dixon (29).
32. Hochwart L. v. Frankel, Die nervösen Erkrankungen des Geschmacks und Geruches. XI. Bd., II. Teil, IV. Abt. aus der spez. Path. u. Ther. von Nothnagel. 1897.
33. Schiff (Les nervs gustativs. Rev. de la Suisse rom. 1897) cit. nach Hochwart (32) und Köster (54).
34. Bellingeri, Bernard, Prevost, Duchenne, Lussana cit. nach Hochwart (32).
35. Schiff und Erb cit. nach Hochwart (32) und Köster (54).
36. Ferrier (The Lancet 1888) cit. nach Hochwart (32), teilweise nach dem Orig.
37. Senator (Berl. klin. Wochenschrift 1881) cit. nach Hochwart (32).
38. Erb (Neurol. Centralbl. 1882) cit. nach Hochwart (32).
39. Müller (Arch. für Psych. XIV) cit. nach Hochwart (32).
40. Schmidt (Zeitschrift für Nervenheilk. VI) cit. nach Hochwart (32).
41. Ziehl (Virchows Archiv. Bd. CXVII. und CXXX.) cit. nach Hochwart (32), Kron (59) u. Köster (54).
42. Stich (Annalen des Charité-Krankenhauses VIII) cit. nach Hochwart (32) und Kron (59).
43. Pope cit. nach Hochwart (32).
44. Amabilino, B., Sui rapporti del ganglio genicolato con la corda del timpano e col facciale. Il Pisani XIX. (Jahresber. über die Fortschr. der Neur. 1898.)
45. Rautenberg, E., Beitrag zur Kenntnis der Empfindungs- und Geschmacksfasern der Zunge. Inaug. Dissert. Königsberg (Virchows Jahresber. 1898.)

46. Schlichtling, H., Klin. Studien über die Geschmackslähmungen durch Zerstörung der Chorda tympani und des Plexus tympanicus. Rostocker Inaug. Dissert. Wiesbaden. (Virchows Jahresber. 1898).
47. Dixon, F. A., The sensory distribution of the facial nerve in men. Journ. of Anat. and Physiol. XXXIII.
48. Cuneo in Poirier, Anatomie humaine, Les nerfs 1899.
49. His jun. cit. nach Poirier und Edinger (53).
50. Cassirer, R., Ein Fall von multipler Hirnnervenlähmung, zugleich ein Beitrag zur Lehre von der Geschmacksinnervation. Brit. med. Journal Nr. 2100 (Jahresber. über die Fortschr. in der Neur. 1899).
51. Passow, Normal- und pathologisch anatomische Befunde des Verlaufes der Faciales im Ganglion geniculi bei einem Ponstumor. Neurolog. Centralbl. 1899.
52. v. Gehuchten, A., Recherches sur la terminaison des nerfs sensibles periphériques I. Le nerf intermédiaire de Wrisberg. Le Névraxe 1900.
53. Edinger, L., Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane. 1900.
54. Köster, G., Klin. und experiment. Beitrag zur Lehre von der Lähmung des Nervus facialis, zugleich ein Beitrag zur Physiologie des Geschmackes der Schweiss-, Speichel- und Thränenabsonderung. Arch. für klin. Med. Bd. 68.
55. Cl. Bernard cit. nach Köster (54).
56. Goldzieher cit. nach Köster (54).
57. Jendrassik, Neuer Beitrag zur Frage der Innervation der Thränendrüse. Orvosi Hetilap 1894 (Centralbl. für Nervenheilk. und Psych. 17) cit. nach Köster (54).
58. Vaschide N. et Marchand, L., Anaesthésie gustative et hyperesthésie tactile par lésion de la corde du tumpan. Compt. rendus 1901.
59. Kron, J., Ein Beitrag zur Lehre über den Verlauf der Geschmacksfasern. Neur. Centralbl. 1901.
60. Schulte (Zeitschrift für Ohrenheilkunde XV) cit. nach Kron (59).
61. Janošík, J., Anatomie člověka 1901.
62. Köster, G., Deutsche med. Wochenschr. 1902.
63. Fasola, G., Contributo clinico alla conoscenza dell' innervazione gustatoria Rivista di patol. nervosa e mentale 1902. (Neur. Centralbl. 1902.)
64. Prevost cit. nach Fasola (63).
65. Rauber, A., Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 1903.
66. Weigner, K., Nervus acusticus, Nervus facialis und Nervus intermedius. Bulletin internacional de l'Académie des Sciences Boheme 19.
67. Alexander, G., Zur Anatomie des Ganglion vestibulare der Säugetiere. Sitzungsberichte der Akad. der Wissensch. Wien. Bd. CVIII. Heft VIII—X. Abt. III.
68. Koelliker, A., Handbuch der Gewebelehre. 1896.
69. S. Ramón y Cajal, Algunos méthodos de colaración de los cilindres-ejes, neurofibrillos y nidos nerviosos. Trabajos del laboratorio de investig. biol. de la Univ. de Madrid 1904 (Neur. Centralbl. 1904. Nr. 12).

Tafelerklärung.

Tafel 6.

Fig. 1. Zerzupfte Bündel der Chorda tympani; dickere und feinere markhaltige und marklose Nervenfasern.

Fig. 2. Querschnitt der Chorda tympani; man sieht zahlreiche Kerne (Reichert, Apochromat. 3 mm, Compens. ocular. Nr. 4).

Fig. 3. Querschnitt des Nervus hypoglossus bei derselben Vergrösserung.

Fig. 4. Längsschnitt des Nervus lingualis mit der Chorda tympani, die durch zahlreiche Kerne gekennzeichnet ist.

Fig. 5. Präparat nach der Weigertschen Methode:

c Nervus cochleae,
v „ vestibuli mit Ganglion vestibulare,
i „ intermedius mit einem Ganglionzellenstrange,
f „ facialis,
g Ganglion geniculi,
p Nervus petrosus superficialis major mit direkten Intermediusfasern.

Tafel 7/8.

Fig. 1. Querschnitt durch den N. facialis im Meatus acusticus int. (Reichert, Hartapochr. 3 mm, Ok. 3).

Fig. 2. Querschnitt durch den N. intermedius im Meatus acusticus int. (Reichert, Hartapochr. 3 mm, Ok. 3).

Fig. 3a. Längsschnitt des N. intermedius (intrakraniell) Reichert, Obj. 4, Ok. 3.

Fig. 3b. Längsschnitt eines Bündelchens des N. facialis (intrakraniell) Reichert, Obj. 4, Ok. 3.

Fig. 4. Längsschnitt des N. glossopharyngeus (intrakraniell) Reichert, Obj. 4, Ok. 3.

Fig. 5. Das Verhältnis des mit dispersen Ganglienzellen versehenen N. intermedius zum N. facialis (Reichert, Obj. 4c, Compens. Ok. 4).

Fig. 6. Querschnitt durch den N. facialis peripher vom Ganglion geniculi; links unten das Feld der peripheren Fortsetzung des N. intermedius (Reichert, Obj. 4c, Comp. Ok. 4).

Fig. 7. Dasselbe Präparat bei Reichert, Obj. 6a, Comp. Ok. 4.

Fig. 8. Bipolare Ganglienzelle in der peripheren Fortsetzung des N. intermedius (Hartapochrom. 3 mm, Ok. 3).

Tafel 9.

Fig. 1 und Fig. 2 sind ausführlich im Resumé erklärt; Facialisfasern sind rot, Intermediusfasern schwarz gezeichnet.

a direkte durch das Ganglion geniculi in den Nervus petrosus superficialis major verlaufende Intermediusfasern,

b direkte in die Peripherie sich fortsetzende Intermediusfasern,

a_1 im Ganglion geniculi interpolierte in den Nervus petrosus superficialis verlaufende Intermediusfasern,

b_1 im Ganglion geniculi interpolierte in die Peripherie sich fortsetzende Intermediusfasern,

c direktes Bündel zwischen dem Nervus petrosus superficialis major A und vielleicht Chorda tympani B,

d Bündelchen der in die Peripherie des Facialis verlaufenden Chordafasern (unbekannte Herkunft und funktioneller Verlauf),

e direkte Facialisfasern in den Nervus petrosus superficialis major,

C Nervus stapedius,

l Nervus lacrimalis,

z Nervus zygomaticus.

Aus dem II. zoologischen Institut zu Wien.

ZUR KENNTNIS

DES

RÜCKENMARKS VON AMMOCOETES.

VON

WALTHER KOLMER,
WIEN.

Mit den Figuren 1—16 auf den Lichtdrucktafeln 10/14 und den Figuren 17—26 auf den lithographierten Tafeln 15/18.

In folgendem soll eine Reihe von Beobachtungen mitgeteilt werden, welche am Centralnervensystem von Ammocoetes und dessen Nervenwurzeln gemacht wurden. Wenn ich gerade diesem Objekt, das schon in eingehender Weise von vielen namhaften Autoren untersucht wurde, ein längeres Studium zugewendet habe, so hat das seinen guten Grund. Vor allem ist es die Stellung, welche der Ammocoetes in der Tierreihe einnimmt. Diese dauernde Larvenform der Cyklostomen, der niedrigsten lebenden Cranioten, ist in ihrem ganzen anatomischen Bau anscheinend verhältnismässig besonders einfach, die Segmentierung im Körperbau so besonders deutlich ausgeprägt, dass man mit gutem Recht diese Larvenform als einem ursprünglichen Stammtypus der Cranioten besonders nahestehend ansehen kann. Gleichwohl sei die Möglichkeit nicht in Abrede gestellt, dass infolge der eigentümlichen Lebensweise und anderer nur weniger bekannter Faktoren, auch schon in diesem Jugendstadium wichtige und eingreifende Modifikationen gegenüber der Stammform eingetreten sein mögen. Für das Studium des Centralnervensystems bietet der Ammocoetes ganz besonders günstige Vorbedingungen, wie sie bei Anwendung der weiter unten zu schildernden Technik bei gar keinem anderen der bekannten Vertebraten und kaum einem Avertebraten auch nur annähernd in gleichem Masse vorhanden sind. Während das Centralnervensystem aller übrigen Wirbeltiere einem Studium

in toto nur schwer (einzelne Fischtypen und Amphibien) oder meist gar nicht zugänglich ist, lässt sich das Rückenmark des Ammocoetes ja bei den jüngeren Larven, teilweise auch das Gehirn mit allen unseren heutigen optischen Hilfsmitteln in toto untersuchen. Die flache Form, die Durchsichtigkeit und die eigenartige Lagerung, ermöglichen bei Anwendung geeigneter Technik auch eine Untersuchung des Centralnervensystems im Zusammenhange mit Wurzeln Spinalganglien und peripheren Nerven.

Es ist wohl überflüssig zu erwähnen, dass bei dem grossen allgemeinen Interesse, das heute die Frage nach dem Aufbau und inneren Zusammenhang der nervösen Centralorgane besitzt, ein Objekt, an dem ohne Anwendung von Schnittmethoden alle Elemente im Zusammenhang auch den stärksten Vergrösserungen zugänglich sind, einfach unschätzbar ist. Lassen sich derartige Untersuchungen an einem typischen einfachen Wirbeltier ausführen, so gewinnen deren Ergebnisse auch für diejenigen an Bedeutung, deren Kenntnisse in der Anatomie der höheren Säuger wurzeln und die — es sind deren recht viele! — mit gutem Grund zaudern, Ergebnisse die von anderen an den einfacher gebauten Nervencentren der Wirbellosen gewonnen wurden, auf die Wirbeltiere zu übertragen. Immerhin möge hier gleich eingangs hervorgehoben werden, dass es einer Selbsttäuschung nahe käme, wenn man in einem niedrigeren Typus quasi ein vereinfachtes Schema der Organeinrichtungen höher stehender Formen sehen wollte. Denn ebenso wie sich mit der höheren Differenzierung eines Organs deutlichere physiologische Funktionen ausbilden, so treten zugleich auch deutlichere anatomisch-histologische Unterschiede im Baue der einzelnen, höher differenzierten Organe auf.

Das Rückenmark des Ammocoetes ist schon lange ein Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen, und gross ist die Zahl der Autoren, die sich damit beschäftigt haben. Die älteren

Forscher beschrieben zumeist nur mehr grob anatomische Verhältnisse und bei dem Stande der damaligen Untersuchungsmittel und der geringen Ausbildung der histologischen Methodik, sind die Angaben zumeist ungenau und oberflächlich. Da zudem durch die neueren Arbeiten — insbesonders die gründliche Arbeit von Reissner — die Angaben der älteren Autoren: Born, Schlemm und D'Alton, Johannes Müller, Owsjannikow, Stilling einer kritischen Nachprüfung unterzogen wurden, will ich mich hier darauf beschränken auf diese älteren Arbeiten bloss hingewiesen zu haben.

Reissners Arbeit förderte wertvolle Ergebnisse zu Tage. Dieser Autor fand — im Gegensatz zu Owsjannikow — dass am Cyklostomenrückenmark zum Unterschiede von anderen Vertebraten, eine Fissura anterior und posterior nicht bestehe. Er beschrieb die zarte glänzende Pia mater mit ihren reichlichen Blutgefässen und vermutete daran Andeutungen eines Epithels. Es gelang ihm die Dura für sich durch Präparation darzustellen. Den Bau der dazwischenliegenden Substanz aus grossen polyedrischen Zellen mit Fetteinlagerungen beschreibt er eingehend. Neben einer detaillierten Schilderung der den Centralkanal auskleidenden Zellen beschrieb er zuerst einen, einem Achsencylinder ähnlichen Strang im Centralkanal, konnte aber, sich über die Natur dieses jetzt nach ihm benannten Fadens, keine bestimmte Vorstellung bilden.

Unter den Nervenzellen unterschied er vier Arten; mittlere, grosse eiförmige Zellen, an denen er einen kurzen dorsal ziehenden Fortsatz in seltenen Fällen auf Querschnitten wahrnahm. Äussere grosse Nervenzellen, von denen er 4—5 auf einem Querschnitt fand, Zellen in der äussersten Ecke der grauen Substanz und kleine Zellen mit 2—5 Ecken.

Von den Fortsätzen will er einige nach aussen unten, gegen den Rand des Markes verfolgt haben; ein einziges Mal will er einen solchen als Faser austreten gesehen haben. Fortsätze

über den Centralkanal hinüber, welche die Mittellinie überschritten, hat er nur selten beobachtet. Über die Grössenverhältnisse der einzelnen Elemente, giebt er genaue Angaben. Er betont, gegenüber Owsjannikow, dass die Müllerschen Fasern nicht mit den Hinterzellen in Zusammenhang stünden und betont entgegen der Anschauung des genannten Autors, dass im Rückenmark fast gar keine Gefässe vorhanden seien.

Langerhans schliesst sich in seinen Ansichten grösstenteils Reissner an. Auch er betont das Fehlen markhaltiger Fasern. Auf Gestalt und Anordnung der Zellen geht er nicht näher ein, erwähnt dagegen, dass er die Kerne der Deiterschen Bindegewebskörperchen (Gliazellen) nur innerhalb der grauen Substanz gefunden habe. Als zweifelhaft beschreibt er ein kleines Gefäss, das er durch ein besonderes Ligament ins Rückenmark ziehen gesehen habe.

Allgemeines Interesse für die Histologie des Nervensystems der Cyklostomen erweckten die ausgezeichneten Arbeiten von Freud, der neben vielen anderen Details, die sich auf Struktur und Anordnung der sensiblen Wurzeln und Spinalganglien beziehen, vor allem den Ursprung hinterer Wurzelfasern aus den „grossen Hinterzellen“ exakt nachwies, eine Angabe, die vorher schon andeutungsweise in einer Arbeit von Kutschin gemacht worden war.

Die nun folgenden Arbeiten von Wiedersheim, Ranson und Thompson behandeln mehr vergleichend anatomisch als histologische Fragen. Letztere Autoren wiesen auf die Unterschiede des Verlaufs der hinteren Wurzel und vorderen Wurzel bei ihrem Eintritt ins Mark hin.

Die folgende, sehr eingehende Arbeit von Nansen, der neben den Centralorganen verschiedener Wirbelloser, auch das Rückenmark von Myxine unter Anwendung einer neuen und vollkommeneren Technik untersuchte, brachte viel Neues über

Form und Zusammensetzung der Elemente. Er wandte die damals noch neue Chromsilbermethode Golgis an; wir sind erst heute in der Lage zu sagen, dass diese, zur Ermittelung vieler Einzelheiten so besonders verdienstvolle Methode in einzelnen Fragen leicht zu Irrtümern führen kann. Nansen stellte zuerst die ganzen Zellen mit allen ihren Ausläufern und die einzelnen individualisierten Achsencylinder dar. Er beschrieb auch als Erster den Verlauf der Zellfortsätze bis zur Oberfläche, dabei betonte er, dass weder die Dendriten derselben Zelle untereinander, noch die verschiedener Zellen jemals anastomosieren.

Er fand Zellfortsätze, welche bis zur Peripherie der weissen Substanz verliefen und anscheinend wieder gegen die graue Substanz zurückkehrten. Er beobachtete andere Fortsätze, die ihrem Aussehen nach Protoplasmafortsätze waren und von deren Verzweigungen dann doch noch ein Achsencylinder abzugehen schien. Er nannte diese gemischte Fortsätze. Er unterscheidet an den Ganglienzellen Fortsätze, welche „ihre Individualität" verlieren und sich aufsplittern, und solche, welche sie nicht verlieren. Er beobachtete Kollateralen und sah auch diese nie anastomosieren. Er beschrieb die T-förmige Teilung der sensiblen Wurzelfasern; Ursprünge solcher Fasern aus Zellen innerhalb des Rückenmarks bestreitet er. Sensible Fasern sah er auch nach Teilung in die andere Hälfte des Markes übertreten und dort in seltenen Fällen Kollateralen abgeben. An der vorderen Wurzel fand er Fasern ohne Verzweigungen; einzelne davon will er in seltenen Fällen bis zu Zellen verfolgt haben. Solche Fasern sollen äussert dünn gewesen sein. Auch die Neurogliazellen stellte er zuerst mit all ihren Ausläufern, die bis zur Oberfläche reichen, dar. Auch an diesen Zellen konnte er nie Anastomosen bemerken. Aus dem Verhalten der Ependymzellen schliesst er ganz richtig, dass die Glia von solchen Zellen ektodermalen Ursprungs entstamme. Auch von den Trophospongien scheint er schon — wie man aus seinen Abbildungen schliessen darf —

Andeutungen gesehen zu haben. Er erklärt sie allerdings für Bündel aus Nervenröhrchen.

Retzius war in der Lage, Nansens Befunde mit Hilfe der Chromsilbermethode, insbesondere aber durch die Methylenblaufärbung lebender Objekte, teils zu bestätigen, teils zu erweitern. Seine Beschreibung bezieht sich auf Myxine und nur teilweise auf Petromyzon; ob er auch Ammocoeten untersucht hat, ist aus seiner Arbeit nicht zu ersehen.

Er betont aber die vollkommene Übereinstimmung im Bau des Rückenmarkes von Myxine und Petromyzon.

Nach einer Besprechung von Nansens Befunden beschreibt er die Zellen der seitlichen Zellbänder, wo er bi- und multipolare, sehr grosse multipolare und kleine Ganglienzellen findet. Er unterscheidet ferner: mittelgrosse Zellen in der Nähe des Centralkanales und erwähnt auch unipolare Zellen in dieser Gegend. Auch er fand die Fortsätze der Zellen bis zur Oberfläche ziehend, sah sie dort varikös endigen oder an der Oberfläche umbiegend weite Strecken in transversaler Richtung verlaufen.

Den Übergang von Nervenzellfortsätzen in charakteristische Nervenfasern will er bei aller Mühe nur sehr selten gesehen haben. Stammfortsätze jedoch und Fortsätze des gemischten Typus seien an den Zellen zu konstatieren. Ob es Zellen giebt, deren „nervöser" Fortsatz seine Individualität verliert und sich im Mark aufsplittert, will er im Hinweis auf die schwierig zu erkennenden Verhältnisse nicht entscheiden; jedenfalls aber sah er Fortsätze von Zellen im Innern endigen. Er beschreibt eigentümliche Zellen in den Kantenpartien des Rückenmarkes, welche er auch abbildet, lehnt es aber ab, über deren Natur eine sichere Entscheidung zu fällen.

Von transversal verlaufenden Fasern erwähnt er ein System dichotomisch sich teilender Fasern auf der Ventralseite. Die Müllerschen Fasern — er nennt sie Kolossalfasern — vermochte



Fig. 1.

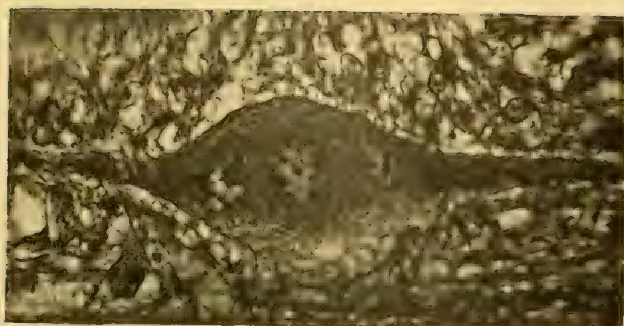


Fig. 2.

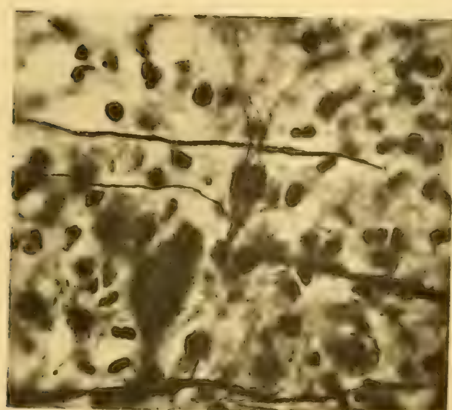


Fig. 3

Kolmer phot.

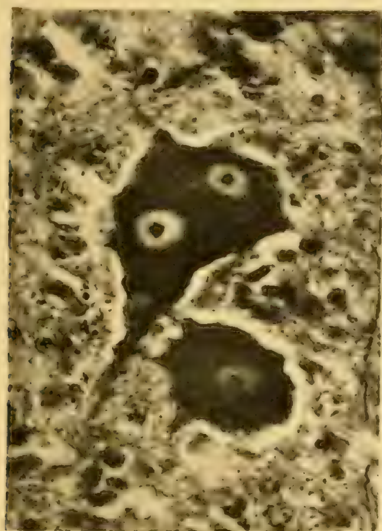


Fig. 4.

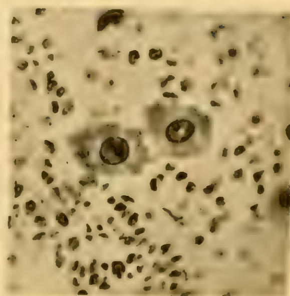


Fig. 5.



Fig. 6.

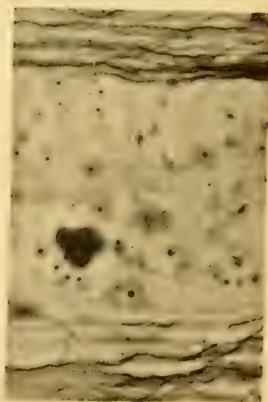


Fig 7

Kolmer phot.



Fig. 8.

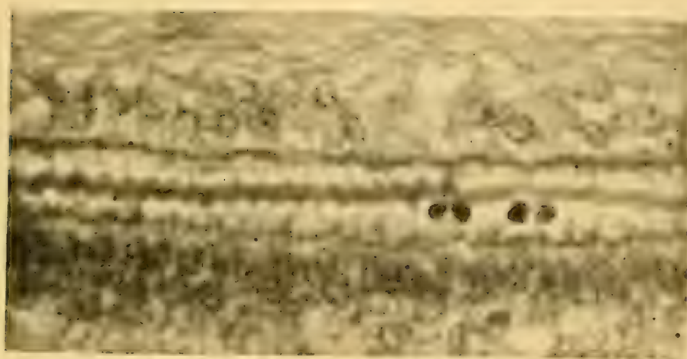


Fig. 9.



Kolmer phot.

Fig. 10.

er nicht vital zu färben. Die T-Teilung der hinteren Wurzelfasern konnte er bestätigen, fand aber — wie Nansen — niemals Zellen im Zusammenhang mit hinteren Wurzelfasern bei Myxine. Die ventralen Wurzelfasern konnte er wohl ein Stück weit verfolgen, ohne dass es ihm jedoch je gelungen wäre, ihren Ursprung aus Zellen zu sehen. Weder in Methylenblau- noch auch in Chromsilberpräparaten hat er an den sensiblen T-Fasern noch auch an allen sonstigen Längsfasern jemals Kollateralen gesehen.

In Bezug auf das Verhalten der Glia stimmt er mit Nansen überein. Über den Zusammenhang der Elemente untereinander spricht er sich nicht aus.

Studnička bespricht in einer recht ausführlichen Arbeit über die grossen Hinterzellen (er nennt sie Reissnersche oder Freudsche Zellen) verschiedener Kaltblütler auch diese Zellen bei den Cyklostomen. Nach einer Betrachtung über die älteren Angaben bezüglich dieser Zellen, bemerkt er, dass er sie schon an 3—4 mm langen Larven habe nachweisen können. Ihr Verhältnis zur hinteren Wurzel ist ihm unklar geblieben, dagegen vermutet er eine Beziehung dieser Elemente zu dem hinteren Myotom.

Bei 20 mm langen Ammocoeten fand er ganze Gruppen von Hinterzellen; bei älteren Tieren findet diese Elemente ganz oben in der grauen Substanz, nur selten in der weissen gelegen und sieht deren Achsencylinder direkt, aber nicht zugleich mit der hinteren Wurzel austreten.

Auch beim erwachsenen Petromyzon konstatiert er die besprochene Zellart. Er beschreibt ihre Haupt- und Nebenfortsätze und erwähnt Pigmentkörnchen in ihrem Protoplasma. Ohne eine Entscheidung treffen zu wollen, möchte er ihre motorische Funktion in Erwägung ziehen, wogegen auch eine Anteilnahme an der hinteren Wurzel nicht sprechen würde.

Kölliker schliesst sich in seinem Handbuche der Gewebelehre im allgemeinen den Ansichten von Nansen und Retzius an. Er bestätigt auch den Zusammenhang hinterer Wurzelfasern mit Hinterzellen, wie Freud ihn beschrieben hat und will auch den Übergang der Nervenfortsätze der lateralen Zellen in motorische Wurzelfasern gesehen haben. Auch er lehnt es ab, über die Leitungsverhältnisse sich zu äussern. — Die späteren Arbeiten von Friedrich Mayer, Schaper, Johnston beschäftigen sich besonders mit dem Gehirn und enthalten nur wenig auf das Rückenmark Bezügliches.

Mayer konnte den Ursprung der dicksten Müllerschen Fasern aus den charakteristischen riesigen Zellen des Mittel- und Nachhirns erkennen.

Im Jahre 1903 unterzog Owsjannikow unser Objekt, das er schon vor Jahrzehnten untersucht, nochmals — mit Hilfe moderner Methodik —, einer genauen Bearbeitung. Die von ihm angewendete Technik entsprach teilweise der von Nansen und Retzius mit dem Unterschied, dass er die vitalen Präparate zu fixieren im stande war. Diese Methoden erwiesen sich als recht zweckentsprechend. Die übrigen Methoden, deren Anwendung Owsjannikow empfiehlt, erwiesen sich bei der Nachprüfung, der starken Schrumpfung wegen, als nicht besonders geeignet. Was die Stützsubstanz des Rückenmarke betrifft, so erwähnt dieser Autor besonders die futteralartigen Scheiden um die grösseren Nervenfasern, von denen er eine recht treffende Schilderung entwirft. Von den Nervenzellen unterscheidet er vier Arten: erstens grosse pyramidenförmige multipolare Zellen, zweitens kleine multipolare Nervenzellen, drittens die Hinterzellen und dann viertens Zellen in den seitlichen Strängen. Unter den letzteren findet er solche, welche die charakteristische Form eines Kreuzes besitzen. In der Gegend des Centralkanals hat er auch Zellen beobachtet, die nach verschiedenen Richtungen vier Fortsätze aussandten. Auch den Zusammen-

hang von Hinterzellen mit hinteren Wurzelfasern derselben oder der entgegengesetzten Seite konnte er beobachten.

Was die Struktur der Nervenzellen betrifft, so findet er — nach seiner Meinung im Zellkörper präformierte — Schollen, daneben fibrilläre Strukturen. Ausser der Beschreibung des Kernes erwähnt er auch Kanälchen und bestätigt damit die Angabe Studničkas über solche Gebilde, wobei er sich den Vorstellungen Holmgrens ungefähr anschliesst. Was die Fasern betrifft, findet er sie aus Primitivfibrillen zusammengesetzt und in ihrer Dicke von 1—70 μ variierend. Alle Längsfasern findet er von einem Gitterwerk aus Glia und Nervenfäserchen umsponnen, ohne dass die beiden jemals ineinander übergingen. Ferner erwähnt er viele transversale Fasern; diese tragen zur Bildung einer vorderen und hinteren Kommissur bei. Die hinteren Wurzelfasern sah er Kollateralen abgeben und dadurch sehr dünn werden. Auch will er Fasern gesehen haben, welche in die hintere und vordere Wurzel Zweige abgaben (!) — Die Hauptfortsätze der Nervenzellen laufen seiner Meinung nach in den Seitensträngen weiterhin; die der vorderen Nervenzellen gehen eine Verbindung mit den vorderen Wurzeln ein. — Auch glaubt er, dass alle Nervenzellen durch die Verzweigungen ihrer Fortsätze in Form eines sehr feinen Netzes oder filzartigen Geflechtes in Verbindung stehen.

Technik.

Das Rückenmark des Ammocoetes stellt ein flach cylindrisches Band dar, das dorsal mehr gewölbt, ventral fast ganz flach ist und dessen seitliche Kanten stumpf abgerundet sind.

Der eigentlichen Rückenmarksubstanz, deren Begrenzung durch eine Limitauns externa gegeben ist, liegt eine zarte Pia mater an, welche fast ausschliesslich aus feinsten Bindegewebsfibrillen sich zusammensetzt und nur von den Wurzeln und

stellenweise einigen wenigen Gefässen ganz geringen Kalibers (das Rückenmark entbehrt, abgesehen von seinem obersten Teil in der Nähe der Oblongata, fast ganz der Vaskularisierung) durchbrochen wird. — Die Arachnoidea bildet ein ganz eigenartiges Schleimgewebe, das in Form eines flachen Sackes — wie man besonders an frischen Gefrierschnitten beobachten kann — der dorsalen Fläche des Rückenmarkes bis herab zur Mitte der seitlichen Kante aufliegt. Pia und Arachnoidea werden durch eine ziemlich kräftige und widerstandsfähige Dura mater umschlossen, welche mit ihnen durch feine Bindegewebsfibrillen verbunden ist, sich aber ohne Schwierigkeit ablösen lässt. Die Dura ist einerseits mit der Chordascheide andererseits mit dem den Rückenmarkskanal begrenzenden skelettogenen Bindegewebe ziemlich locker verwachsen. Nach rückwärts grenzt an sie jene lange zähe mit lymphoiden Elementen durchsetzte Fettschicht, die zwischen den beiden Reihen der Myotome und Muskelsepten liegt. Während es nicht leicht ist vom Rücken her durch diese Fettschichte hindurch das Centralnervensystem freizulegen, lässt sich dasselbe von der Bauchseite her mit grösster Leichtigkeit präparieren. Zu diesem Behuf wird das Tier leicht betäubt (Narkotika) auf den Rücken gelegt und, indem ein Scherenblatt von Munde aus eingeführt wird, längs der ganzen Mittellinie des Bauches bis zur Schwanzspitze aufgeschnitten, wobei es natürlich verblutet. Mit der Pincette werden leicht die meist schon verletzten Bauch- und Retroperitonealorgane entfernt. Die nun zu Tage liegende Chordascheide wird mit den Branchen einer feinen Pincette seitlich gelöst, worauf sich Chorda samt Scheide mit einem Ruck in ihrer ganzen Länge von den Trabekeln des Craniums bis zur Schwanzspitze herausziehen lässt. Spannt man nun die Rumpfwandung des Tieres mit einigen Nadeln mit der Rückseite auf eine Kork- oder Wachsplatte, so sieht man das Rückenmark vollständig gerade ausgestreckt im Zusammenhang mit allen Wurzeln vor

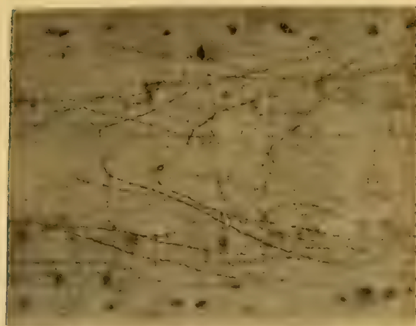


Fig. 11

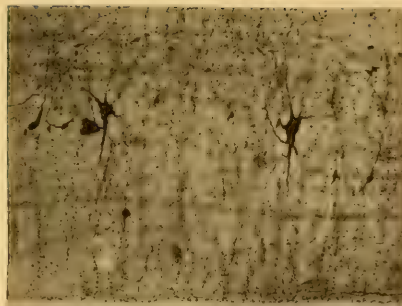


Fig. 13

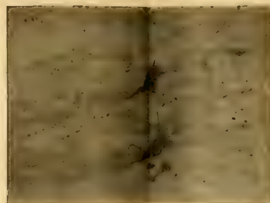


Fig. 14



Fig. 12

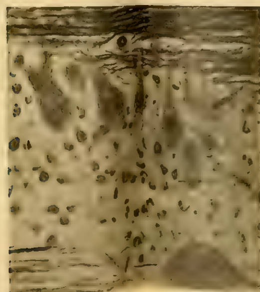


Fig. 15.

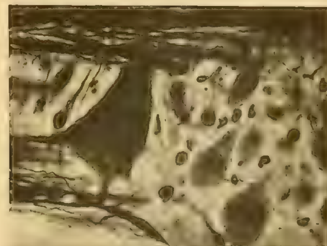


Fig. 16.

Kolmer phot

sich liegen, nur von der zarten Pia und der meist stellenweise verletzten Dura bedeckt. Man kann ohne Schaden durch leichtes Auseinanderziehen Wurzeln und Spinalganglien in eine Ebene mit den Rückenmark bringen. In dieser Form ist das Präparat sehr verschiedenen Methoden zugänglich. Vor allem der vitalen Methylenblaufärbung.

Zur vorliegenden Untersuchung wurde hauptsächlich die Methylenblaufärbung am lebenden und überlebenden Präparat nach Ehrlich — wie sie schon mit grossem Vorteil von Retzius zum Studium dieses Organs angewandt wurde — verwendet. Während aber Retzius seine Untersuchungen nur am frischen oder nur in Glycerin liegenden Objekt anstellte, wurde ganz allgemein nach der bewährten Methode von Bethe die Fixation angewendet. Retzius entfernte die das Rückenmark bedeckenden Gewebe von der Rückseite her. Es ist diese Methode recht unbequem und mühsam.

Auch mit Hilfe einer Präparierloupe ist es kaum möglich in kurzer Zeit das Rückenmark seiner ganzen Länge nach freizulegen ohne es stellenweise zu verletzen; bei der obenerwähnten Methode gelingt es stets in einer Minute, so dass man sicher ist, an wirklich vitalem Material zu arbeiten. Das Rückenmark des aufgespannten Tieres wurde mit Methylenblau (rektifiziert nach Ehrlich) in physiologischer Kochsalzlösung übergossen. Aus der Erfahrung ging hervor, dass man, um möglichst verschiedene Variationen bei der Färbung zu erzielen, diverse Konzentrationen des Farbstoffes und der Salzlösung, Zusätze von anderen Salzen Chlorkalium, Chlorcalcium, etc. Zuckerarten, Alkaloide (es wurden Kokain, Nikotin, Strychnin mit gutem Erfolg versucht) anwenden muss. Auch empfiehlt es sich die Zeit der Einwirkung der Farblösung in der Grenze von wenigen Minuten bis zu einer Stunde zu variieren, wobei das Objekt natürlich durch Einbringen in eine feuchte Kammer vor dem Vertrocknen geschützt werden muss. Für gewisse Zwecke em-

pfiehlt sich weiters auf einer Seite durch einen parallelen Schnitt die Wurzeln und Rückenmarkshäute abzutrennen, die gallertige Schicht der Arachnoidea herauszuziehen und an dem so gelockerten Rückenmark die Farbflüssigkeit von beiden Seiten einwirken zu lassen. Unter Anwendung solcher Modifikationen lässt sich die in ihrem Wesen noch vollkommen unaufgeklärte Färbung intra vitam sehr nutzbringend anwenden.

Schon nach wenigen Minuten sind meist einige Zellen der seitlichen Säulen gefärbt; zu gleicher Zeit oder vielleicht auch etwas früher treten an der Oberfläche Dendriten hervor, welche am Anfang, solange das Material noch ganz frisch ist durchaus nicht varikös erscheinen. Bald treten auch Längsfasern und Kollateralen zu Tage; es folgen die kleinen Elemente der Mitte, schliesslich die noch zu erwähnenden seltenen riesigen Zellen der seitlichen Säulen. Dann erst färbt sich die vordere Wurzel schliesslich auch die hintere eventuell mit den Spinalganglien, zugleich die Bogenfasern und die Y-förmigen Fasern. In diesem Moment sind die Chancen ein gutes Bild zu fixieren, am günstigsten. Dauert die Einwirkung länger, oder ist bei gleicher Dauer die Lösung mehr hyperisotonisch, so tritt ein überraschender Reichtum von Elementen mit einem unauflösbaren Gewirr von Dendriten und Fasern hervor. Solche Präparate eignen sich nur mehr zur Untersuchung auf Schnitten. In toto sind sie kaum mehr zu verwenden. Versäumt man den richtigen Moment, so verblasst wenige Minuten später fast alles, besonders rasch die Wurzelfasern, schliesslich tritt eine diffuse Färbung auf, dabei treten die grossen Hinterzellen hervor und auch die Kolossalfasern — beides Elemente die bisher unsichtbar waren — nehmen einen leicht blauen Ton an. Treten schliesslich die Kerne hervor, so zeigt dies ein vollkommenes Absterben der Elemente an. In der geschilderten Reihenfolge entwickelt sich in der Regel die Methylenblaufärbung. Inwieweit sie am vorliegenden Objekt eine vitale ist, ist, da dafür ein

Kriterium mangelt, weil die physiologische Prüfung sehr schwierig wäre, vorderhand kaum zu entscheiden. Legt man schwach gefärbte Rückenmarksstücke auf den Objektträger — (man hüte sie dabei vor Wasserverlust), so kann man diese Phasen typisch beobachten. An zu schwach gefärbten Objekten tritt in einer mit Wasserstoffsuperoxyd beschickten feuchten Kammer oft nach zwei Stunden noch manches interessante Detail hervor. In der zur Fixierung verwendeten 4%igen Lösung von Ammonium molybdat. bleiben die Objekte etwa 40 Minuten; sie können aber ohne Schaden auch wochenlang darin verweilen, wenn man durch Zusatz von Thymol Pilzbildung verhindert Nach gründlichem Auswaschen in destilliertem Wasser (zirka 3 Stunden) wurden die Präparate in toto durch steigenden Alkohol, Cedernöl, Chloroform in Chloroformbalsam übergeführt; die so hergestellten Präparate des Rückenmarks waren für alle Vergrösserungen zugänglich und sind dauernd haltbar.

Die Strukturen traten auf ungefärbtem Grund klar hervor und liessen sich unter Anwendung eines leichten Fuchsinlichtfilters auf orthochromatischen Platten ohne besondere Schwierigkeit mikro-photographieren. Präparate, die bei der Betrachtung in Cedernöl allzu reichliche Details aufwiesen, ergaben durch Chloroform in mittelweiches Paraffin eingebettet, in Schnittserien von 25 μ lehrreiche Bilder. Da es fast unmöglich ist durch Präparation mit dem Messer ohne grobe histologische Störungen genügend durchsichtige Präparate des Rückenmarks im Zusammenhang mit den spinalen Nerven zu erhalten, da die Konsistenz des skelettogenen Bindegewebes und Fettgewebes das Präparieren beträchtlich erschwert, wurde das in der eingangs erwähnten Weise präparierte Tier im Momente der günstigen Färbung mit der Rückseite auf die Platte eines Kohlensäure-Gefriermikrotoms gelegt. Nachdem die untere Schichte angefroren war, wurde die obere, die Rückenmark und Wurzeln enthält. mit dem Mikrotommesser einfach weggeschnitten. Solche

dicke Schnitte von 100 μ geben sehr instruktive und brauchbare Bilder. Sie müssen gleich auf dem Messer mit Molybdat fixiert werden, will man die Färbung nicht beeinträchtigen. Gefrierschnitte vital zu färben (die Muskulatur wenigstens im Gefrierschnitt ist noch lebend und zuckt deutlich beim Auftauen des Schnittes) ist mir trotz aller aufgewendeten Mühe bisher nie gelungen.

Neben der Methylenblaufärbung wurde auch die doppelte Golgimethode angewendet, um die mit derselben von anderen Autoren gemachten Angaben zu prüfen. Die Chromsilberschwärzung ist — darüber sind die erfahrensten Autoren einig — in manchen ihrer Resultate unzuverlässig. (Fischer: Bau und Färbung des Protoplasmas, Apathy: Mikrotechnik.) Insbesondere sind feinere Kollateralen, die letzten Verästelungen der Dendriten, Verklebungen von Fasern miteinander und von verschiedenen nervösen Elementen mit Gliaelementen etc. Objekte, die unter Kontrolle anderer Methoden kritisch betrachtet sein wollen. — Auch die Frage des Abgangs der Achsencylinder von Zellen erfordert die Anwendung der verschiedenen technischen Methoden.

Die Methodik von Retzius der das frische, bald verblassende oder fixiert nur in Glycerin aufgehellte Objekt beobachtete, wobei wohl die stärksten Objektive nicht nutzbringend zur Anwendung kommen konnten, ist kaum geeignet diese schwierigen Verhältnisse aufzuklären. Es ist ja der Zusammenhang von Faser und Zelle oft in dünnen gutgefärbten Schnitten noch mit der stärksten Vergrösserung zweifelhaft. An Methylenblaupräparaten glaubte ich oft noch mit 1/12 Immersion einen Achsencylinder aus einer Zelle entspringen zu sehen, während erst mit dem Apochromat 1,40 zu sehen war, dass er bloss vorüberzog.

Zur Aufklärung dieser feineren Strukturverhältnisse mussten natürlich auch Schnittserien in der Längs-, Quer- und Sagittalrichtung benützt werden. Für diesen Zweck wurden die Tiere

teils in toto, teils um eine direktere Einwirkung der Fixierungsflüssigkeit zu erzielen, in der eingangs beschriebenen Weise, mit Igelstacheln auf paraffinierten Kork aufgesteckt, konserviert. Zur Fixierung wurde angewendet: starke Flemmingsche Flüssigkeit mit Nachbehandlung durch rohen Holzessig, Sublimateisessig, Perenyis-Flüssigkeit, Formol 5, 10, 20 %, Formolsalpetersäure, Osmium-Sublimat-Wasserstoffsuperoxyd, Sublimatalkohol, Erik Müllers Gemisch etc. Die mit Glycerineiweisswasser aufgeklebten Serienschnitte wurden nach der neueren Vorschrift von Heidenhain mit Eisenhämatoxylin und Kongokorinth gefärbt. Apathys Hämateinfärbung sowohl als auch desselben Autors Nachvergoldungsmethode ergaben — trotz genauer Einhaltung der betreffenden Vorschriften — keine Vorteile gegenüber den neuen Aldehydsilbermethoden von Ramon y Cajal und Bielschofski. Diese beiden letzteren Methoden, wurden in grösserem Masstabe angewendet. Die Methode von Cajal ergab in Bezug auf die Vollständigkeit der Darstellung der Neurofibrillen viel weniger konstante Resultate als die von Bielschofski. Besonders am isolierten Rückenmark giebt diese Methode überraschend schöne Bilder. Es zeigte sich, dass nach Fixation in 5 % iger Formollösung mit Zusatz von $^1/_4$ Gewichtsteil $^1/_2$ % Osmiumsäure die besten Differenzierungen zu erzielen waren. In den Zellen waren die Fibrillenzüge, die Maschenbildungen der Fibrillengitter so klar gestellt, dass sie sich leicht photographieren liessen. Die ältere Methode Bielschofskis, die Färbung von Gefrierschnitten, bringt in ausgezeichneter Weise eine — die weiter unten besprochen werden soll — dem Nervenmark ähnliche Substanz zur Darstellung. Präparate, bei denen die volle Differention bei dieser Methode nicht gelang, zeigen in ausgezeichneter Weise das Negativbild der „Trophospongien“ sowohl in den grösseren Zellen, als auch in den Müllerschen Fasern. Ob gewisse, bei dieser Färbung im Protoplasma auftretende, äusserst intensiv gefärbte kleine

Körnchen mit Centralkörpern identisch sind, oder Gebilde sui generis, entzieht sich vorläufig meiner Beurteilung.

Die Resultate der vorliegenden Arbeit beruhen auf der Untersuchung vom Rückenmark von ca. 500 Tieren. Es wurden etwa die Hälfte an Totopräparaten, die Hälfte an Schnittserien untersucht. Das reichliche Tiermaterial erhielt ich teils aus böhmischen Flüssen, teils fischte ich es selbst aus der Donau in der Nähe Wiens. Verwandelte Petromyzonten befanden sich darunter nur etwa zehn. Die übrigen Tiere waren Ammocoeten von zwischen 10—20 cm Länge.

Man pflegt auch am Rückenmark der Cyklostomen eine graue und weisse Substanz zu unterscheiden, wenn auch dabei die Autoren zu betonen nicht versäumen, dass diese Unterscheidung eigentlich nur aus Gründen der Analogie mit höheren Vertebraten angewendet wird. Die Nervenfaser dieser Tiere besitze keine Markscheide, somit sei eigentlich die weisse Färbung der äusseren Rückenmarkspartie nicht vorhanden und am frischen Objekte auch keine Abgrenzung der Substanzen bemerkbar. Dieses ist auch insofern ganz richtig, als an den Nervenfasern eine Marksubstanz, die durch die gewöhnlichen Färbemittel der Markscheiden — Osmiumsäure, Weigerts Methode etc. — nachzuweisen wäre, nicht vorhanden ist. Umsomehr war ich überrascht, als ich an Präparaten, die längere Zeit mit 1%iger Osmiumsäure und dann wochenlang mit rohem Holzessig nachbehandelt waren, um den grössten Teil aller Fasern in der grauen Substanz und in den Wurzeln ein in Form und Lage einer sehr zarten Markscheide entsprechendes Gebilde bemerkte. Noch deutlicher trat dieser Umstand an 10—20 μ dicken Gefrierschnitten zu Tage, die nach der Methode von Bielschofski gefärbt waren.

Besonders auf dem Querschnitt trat, ohne dass sich Fibrillen in Zellen und Fasern in der beabsichtigten Weise differenziert hatten, der Unterschied zwischen grauer und weisser Substanz

sehr deutlich hervor, noch mehr als am besten Weigert-präparat eines höheren Wirbeltieres. (Fig. 1.)

Fast jede Faser, die Müllerschen Fasern, die Fasern der ventralen Kommissur traten dunkel umrandet scharf hervor. Im Gebiet der grauen Substanz war, von Kernen und Zellkonturen abgesehen, nur eine gleichmässige leichte Graufärbung eingetreten.

Mit diesen Bildern sind diejenigen Querschnittsbilder nach derselben Methode durchaus nicht zu verwechseln, in welchen die Färbung der Neurofibrillen eingetreten ist. Es erscheinen dann die punktförmigen Querschnitte der Fibrillen, sowie die gröberen Querschnittsbilder der aus zusammen geschrumpfter Fibrillär- und perifibrilläre Substanz bestehenden Achsencylinder. — Es ist nicht daran zu zweifeln, dass eine der Marksubstanz analoge Substanz sich rings um den Achsencylinder nachweisen lässt.

Ich möchte bei dieser Gelegenheit nur daran erinnern, dass auch lange Zeit das Vorkommen markhaltiger Elemente bei Arthropoden angezweifelt wurde und auch bei Vertebraten z. B. an den Zellen der Octavusganglien erst in der jüngsten Zeit Markscheiden dargestellt wurden.

Die graue Substanz enthält Ganglienzellen und Nervenfasern, Körper und Fortsätze von Gliazellen samt deren Gliafasern, Dendriten, aber keinerlei Blutgefässe. Elemente, die mit den bei höheren Wirbeltieren dargestellten Strukturen, dem sogenannten „Golginetz“ und den pericellulären Netzen irgend eine Ähnlichkeit zeigen könnten, gelang es mir niemals darzustellen.

Bei längerer Einwirkung von starker Osmiumsäure finden sich innerhalb der grauen Substanz in den Ganglienzellen, Gliazellen und zwischen denselben, manchmal intensiv schwarz gefärbte, grobe Körnchen oft in grosser Zahl und in unregel-

mässiger Verteilung. Ich möchte dieselben mit Wahrscheinlichkeit als Fett bezeichnen.

In ihrem Centrum umschliesst die graue Substanz den Centralkanal. Dieser wird von Zellen mehr oder minder embryonalen Charakters gebildet, die in den Arbeiten von Retzius und Nansen und auch in den früheren, ausführlich und richtig geschildert wurden. Die Ependymzellen, die sich leicht mit den Chromsilbermethoden darstellen lassen, werden nur äusserst selten und unvollständig durch die Methylenblaufärbung dargestellt.

Ihr Verhalten entspricht den bekannten Schilderungen. Eine fibrilläre Struktur lässt sich niemals mit Deutlichkeit nachweisen. Auf dem Querschnitt — häufiger noch auf dem Längsschnitt, sieht man feinste Nervenfasern zwischen die Zellen bis unmittelbar an den Centralkanal heranziehen.

Der von Reisner entdeckte Centralfaden, der Gegenstand eingehender Untersuchungen war, ist inzwischen als ein konstanter Inhalt des Centralkanals, nicht nur der Cyklostomen, sondern durch die Vertebratenreihe nachgewiesen worden. Ich konnte ihn in frischen Totopräparaten nach Methylenblaufärbung des überlebenden Gewebes und nach jeder guten Fixation auffinden. Auf Längsschnitten liegt er meist central, wo er der Wandung des Kanals anliegt und anstatt gestreckt zu verlaufen und in kurzen Wellen verläuft, ist das offenbar auf Rechnung der Fixation zu setzen. Bei guter Fixation, wie Sublimateisessig, Formol-Osmiumsäure, besonders Trichlormilchsäure, scheint er von feinen verklebten Flimmerhaaren der Ependymzellen (ob sie wirklich flimmern, konnte ich nicht feststellen) gleichsam von allen Seiten getragen und gestützt zu werden.

Färbt man nach Trichlormilchsäure mit Eisenhämatoxylin, so lässt sich ein deutlicher centraler Innenfaden unterscheiden, der die Farbe behält, wenn die äussere Partie ganz entfärbt ist.

— Neben dem Centralfaden finden sich Massen von fibrinartigen Coagulis und häufig Leukocyten. (Fig. 9.)

Die Natur des Centralfadens ist recht rätselhaft. Über seinen Anfang und sein Ende konnte ich keinen Aufschluss gewinnen, obwohl ich ihn bis in die Höhlung des Mittelhirnes verfolgen konnte. Aber sein Verhalten gegenüber allen denjenigen Reagentien, welche gemeinhin die Struktur nervöser Elemente zur Darstellung bringen, ist ein derartiges, dass ich mich entschieden gegen die in neuerer Zeit wieder von Sargent ausgesprochene Ansicht wenden möchte, der denselben für nervös erklärt. Viel eher möchte ich ihn mit Ruzicka für ein Sekretionsprodukt der Epithelzellen halten und zwar in jenem Sinne wie etwa die Cupula in den Ampullen der Vertebraten. Die Fortsätze, die Sargent als zwischen die Ependymzellen hineingehend beschreibt, dürften mit Büscheln verklebter Flimmerhaare identisch sein. Seine Abbildungen sprechen dafür.

Bei der Unterscheidung der Zellen in Ganglien- und Gliazellen ist von jeher hauptsächlich auf die Gestalt der Zelle und ihrer Fortsätze Wert gelegt worden. Auch die meisten heute gebräuchlichen Einteilungen beruhen auf dem, durch das Golgibild gegebenen, Unterschiede. An unserem Objekt ist die Unterscheidung der Nervenzellen verhältnismässig leicht. Hat man einmal an der Hand einer grösseren Anzahl von vitalen Methylenblaupräparaten die Formen der Nervenzellen und ihre Lage kennen gelernt, so wird man auch in den Schnittpräparaten Zellen, Abschnitte von Zellen und gewisse Zellfortsätze mit ziemlicher Sicherheit identifizieren können. Ausgenommen sind dabei jene Zellen, welchen meines Wissens zuerst Retzius besondere Aufmerksamkeit geschenkt hat, und die bei der vitalen Färbung sich charakteristisch hellblau färben. Diese Zellen liegen an der Peripherie; es giebt davon zwei Typen, einen langgestreckten, und einen kurz gedrungenen. Beide Fortsätze sind ziemlich plump und endigen in dicken Veräste-

lungen an der Peripherie. Es giebt nicht genügende Anhaltspunkte, diesen Zellen, die übrigens unter der Einwirkung von Alkaloiden häufiger zur Darstellung zu kommen scheinen, die Natur von Ganglienzellen abzusprechen. (Fig. 18.)

Um mit Sicherheit eine Zelle als Ganglienzelle bezeichnen zu dürfen, müssen wir heute als Kriterien verlangen: einen Zellkörper mit grossem gut abgegrenzten Kern und kreisrunden Kernkörperchen, fibrilläre Struktur des Protoplasmas und speziell der Fortsätze und endlich färbbare Substanzportionen oder wenigstens Andeutungen von solchen. Übrigens kommt man infolge der charakteristischen Anordnung und Gestalt der Fortsätze nur selten in die Lage über die Natur einer Zelle in Zweifel zu sein. Dies gilt besonders vom vitalen Methylenblaupräparat, viel schwieriger aber ist die Unterscheidung im Schnitt.

Im centralsten Teil des Rückenmarks, in der Nähe des Ependyms, ist auch das Vorkommen von Übergangstypen von Ependymzellen zu Ganglienzellen respektiv Gliazellen als wahrscheinich anzunehmen, da ja hier der gemeinsame Boden ist, von dem beide Elemente ontogenetisch und wahrscheinlich phylogenetisch abstammen. So lassen sich auch nicht allzu selten fibrilläre Strukturen in einzelnen Ependymzellen nachweisen.

Mit den bisher gebräuchlichen Methoden lassen sich die feineren Verhältnisse im Verhalten der Gliafasern zu den Fortsätzen der Gliazellen nur ungenügend ermitteln. Doch dürften allem Anschein nach diese Verhältnisse denen bei höheren Wirbeltieren ziemlich ähnlich sein.

Die Struktur und Anordnung der Glia liess sich an Golgipräparaten sowie an Gliafaserpräparaten nach der Methode von Erik Müller ziemlich gut erkennen. Den Beschreibungen der Glia, die Retzius und Owsjannikow gegeben haben, habe ich kaum etwas Neues hinzuzufügen. An nach der Methode v. Bielschofski und besonders Ramon y Cajal versilberten Objekten tritt die Glia manchmal sehr deutlich hervor und es

sind besonders die futteralartigen Scheiden der Nervenfasern ungemein prägnant dargestellt. Man gewinnt den Eindruck, dass Form und Festigkeit des Rückenmarks fast ausschliesslich durch dieses äusserst widerstandsfähige Stützgerüst gegeben sind.

Eine ausgezeichnete Übersicht über die Nervenzellen im Rückenmark des Ammocoetes gewähren überfärbte Methylenblaupräparate, wie sie zu stande kommen, wenn das Rückenmark während der Färbung abstirbt. Wie durch die Beschreibungen vieler Autoren bekannt, präsentiert sich das Rückenmark als flaches, oben etwas gewölbtes Band, die Mitte wird von einem helleren Streifen eingenommen, durch den der Centralkanal deutlich hindurchschimmert. Zu beiden Seiten dieses mittleren Streifens liegen grosse rundliche Zellen, die auf den ersten Blick den Eindruck von Bipolaren machen. (Figg. 2 u. 26.) Weiter nach aussen beiderseits erstreckt sich ein breites Band von Nervenzellen deren Fortsätze nach innen und aussen streben. Gegen den Rand des Markes zeigen sich mehr vereinzelte Zellen, welche nur bisweilen in kleinen Gruppen beisammenstehen. Die mittleren grossen Zellen sind schon in frischem Zustande die auffallendsten Gebilde des Rückenmarks und haben demgemäss frühzeitig die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt. Kutschin, Owsjannikow und besonders Freud, die sich mit ihnen beschäftigt haben, bezeichnen sie als „grosse Hinterzellen“, welcher Name zur Vorbeugung von Missverständnissen hier beibehalten werden möge. Diese grossen, in ihrer Kontur fast immer rundlichen Zellen liegen, recht unregelmässig verteilt, mit ihrem grössten Durchmesser nach der Längsrichtung orientiert parallel zu beiden Seiten etwas oberhalb des Centralkanals. Auf dem Querschnitt ist selten mehr wie eine getroffen. Eine wirkliche vitale Färbung mit Methylenblau kommt bei diesen Zellen wahrscheinlich aus rein physikalischen Gründen — sie liegen zu sehr geschützt in der Rückenmarksubstanz — niemals zu stande, nur bei Verletzungen durch die Präparation kommt es

zur Färbung, aber immer nur in der für das absterbende Gewebe so recht charakteristischen hell-grünblauen Nuance. Dabei nehmen ihre Fortsätze kaum eine Färbung an. Auf mit Eisenhämatoxylin gefärbten Schnitten lassen sich mehr Details erkennen. Bei geeigneter Fixierung (Sublimatosmium, Trichlormilchsäure) ist die Zelle nicht von einem Schrumpfraum umgeben, sondern liegt überall dem umgebenden Gewebe dicht an. Ausser den zwei Hauptfortsätzen lassen sich — wie schon lange bekannt — noch andere erkennen; ich konnte fünf bis sieben und mehr konstatieren. Die zarteren Fortsätze entspringen ganz unvermittelt aus dem Zellleib und verlaufen nur kurze Zeit in der Ebene, in welcher die beiden charakteristischen Längsfortsätze so lange zu verfolgen sind. Der Zellkörper selbst erscheint ziemlich gleichmässig überall fibrillär gestreift. Von einer färbbaren Substanz, Nissel-Substanz, bemerkt man kaum etwas.

An Präparaten nach Bielschofskis neuerer Methode lassen sich die Fibrillen sehr deutlich erkennen; sie sind äusserst zart. Eine geringe Anzahl von Fibrillen tritt, ein wenig auseinanderweichend durch die Fortsätze in den Zellkörper ein; hier verlieren sie sich in dem dichten Fibrillengewirr, das die Zelle ziemlich gleichmässig zu erfüllen scheint. Bildungen von echten Neurofibrillengittern konnte ich in diesen Zellen nicht feststellen. In einige der zarten Fortsätze schien manchmal bloss eine etwas dickere Fibrille einzutreten. Sowohl an Eisenhämatoxylin als Bielschofski-Präparaten lassen sich feinste Kanälchensysteme — Holmgrens Trophospongien — erkennen; deren Wandung erscheint durch eine etwas verdichtete Lage des Zellprotoplasmas hergestellt zu sein. Die Neurofibrillen ziehen in dichtem Bogen an der Peripherie der Kanälchen vorüber. (Figg. 2 u. 23.)

An der Wandung der Kanälchen anliegend finden sich intensiv gefärbte, längliche Körperchen. Blutgefässkapillaren dürften wohl nur bei alten, ausgewachsenen Exemplaren von

Fig. 17.



Fig. 18.



Fig. 19.

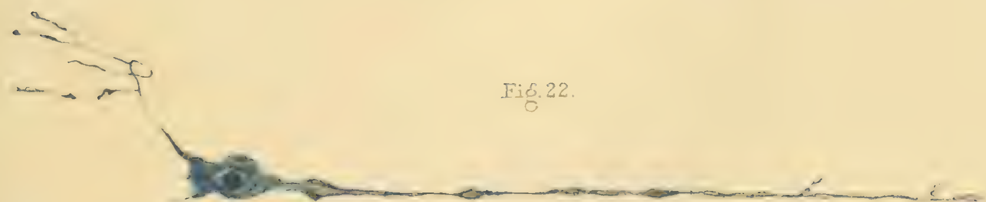


Fig. 20.



Fig. 21

Fig. 22.



Petromyzon in die Ganglienzellen eindringen. Bei den mir zur Verfügung stehenden Ammocoeten und jungen Petromyzonten habe ich derartiges nie gesehen. Seit den Arbeiten von Kutschin und Freud ist es bekannt, dass der eine Fortsatz dieser Zellart manchmal in die hintere Wurzel übergeht; auch Koelliker sagt, dass dies auf Querschnitten leicht zu konstatieren sei. Mir ist es nur einmal an einem Totomethylenblaupräparat gelungen, dieses Verhalten mit der grössten Deutlichkeit zu verfolgen. (Fig. 26 i.) Jedenfalls scheint mir dasselbe durchaus nicht die Regel zu sein, wie einige Autoren angenommen haben und die Auffassung der Hinterzellen als Homologa der Spinalganglienzellen erscheint schon bei der ausgesprochenen Multipolarität dieser Zellart, recht fraglich. Es ist mir gelungen mehrere Male auf ganz dünnen, drei μ-dicken Schnitten ganz unzweifelhafte Anastomosen zwischen Zellen der eben besprochenen Art aufzufinden. (Fig. 6.) In einem Falle gingen die Zellkörper durch einen ziemlich breiten, in einem anderen durch drei zartere Fortsätze ineinander über (Fig. 5); auch die Fibrillen schienen aus dem einen Zellkörper in den anderen überzugehen. — Da ich auch Zellen mit zwei Kernen antraf (Fig. 4), kann es nur zweifelhaft sein, ob auch bei älteren Ammocoeten noch Teilungen dieser Zellart vorkommen und ob die oben beschriebenen Bilder stationär gewordenen Teilungszuständen entsprechen. In allen Fällen aber entsprach das Aussehen der Kerne vollkommen dem Ruhezustand und durchaus nicht einer vor kurzem stattgehabten Teilung.

Die halbe Breite des Rückenmarks einnehmend, erstreckt sich ein breiter Streifen von Ganglienzellenkörpern, welche ziemlich dicht angeordnet am Totopräparat und auch auf Längsschnitten in geeigneter Richtung sich wie ein Mosaik präsentieren. Zwei Typen walten unter den Zellen vor: grössere multipolare und kleinere, die auf den ersten Blick bloss bi- oder tripolar erscheinen. Die vielfach verzweigten Ausläufer aller Ganglien-

zellen, erstrecken sich nach allen Seiten des Markes, wobei sie sich vielfach verflechten. (Fig. 21.)

Es entsteht dadurch ein kompliziertes Bild, das aber doch, wenn nicht allzuviel Zellen vital gefärbt sind, sich noch gut mit starken Vergrösserungen entwirren lässt. Auf dem Querschnitt eines solchen Präparates sind — am Rande der gut abgegrenzten grauen Substanz — Zellgruppen von drei bis vier Zellen zu sehen, deren Fortsätze nach allen Richtungen gegen die Oberfläche des Markes streben. Bei der ganzen Konfiguration des Cyklostomen-Rückenmarks erscheint mir — wie ich hier erwähnen möchte — die Bezeichnung dieser Zellen als Vorderhornzellen, als gezwungen, da thatsächlich eine Abgrenzung der grauen Substanz in Hörner, nicht durchführbar ist. Die grösseren Zellen dieser Art sind von den meisten neueren Autoren, seit Nansen, ziemlich genau beschrieben worden. Der in seiner Form äusserst variable Zellkörper zeigt besonders häufig zwei recht charakteristische Formen: die eine nähert sich ungemein der typischen Pyramidenzelle, wie sie im Cortex höherer Vertebraten auftritt (Figg. 13 u. 14), die andere ist dadurch charakterisiert, dass der mit dem grössten Durchmesser in die Längsrichtung eingestellte multipolare Zellkörper in diese Richtung zwei kurze Fortsätze entsendet, die sich fast rechtwinkelig T-förmig teilen (Fig. 26 d). Alle diese Zellfortsätze – man findet 3 – 12 und mehr — winden sich zwischen den dicken und dünnen Fasern der weissen Substanz oft auf recht kompliziertem Weg und anscheinend ziemlich regellos bis gegen die Oberfläche des Markes empor, wobei sie sich reichlich verzweigen.

Die feinsten Zweige endigen schliesslich, ist die Färbung vollkommen eingetreten, in kleinen unbestimmt konturierten intensiv gefärbten Knötchen.

In seltenen Fällen gewinnt man auch noch bei aufmerksamster Durchmusterung mit den stärksten Vergrösserungen, den Eindruck, dass die letzten, feinsten Verzweigungen auf und dicht

unterhalb der Oberfläche ein nicht besonders engmaschiges Netz bilden. Einen sicheren Aufschluss über diesen ausserordentlich wichtigen Punkt kann man nur an Totopräparaten bekommen, da man die aus dem Netzwerk abgehenden Fäserchen bis zu ihren tiefuntenliegenden Zellen verfolgen muss. Andererseits aber bietet das Verfolgen dieses zarten Netzwerkes, dessen Maschen von der Oberfläche an jedem Punkte recht verschieden weit entfernt sind, mit starken Systemen doch solche Schwierigkeiten, dass ich die Kontinuität, die ich einige Male gesehen zu haben glaube, doch nur mit aller Reserve aussprechen möchte. Einige der Zellfortsätze nehmen auch an der Bildung der oberen und unteren Kommissur teil, indem sie über die Mittellinie hinüber zur anderen Hälfte des Markes ziehen. Irgend welche Beziehungen eines Fortsatzes dieser Zellen zum Zellkörper einer anderen Zellart konnte ich nie konstatieren. Durchmustert man viele Präparate, so entdeckt man auch hie und da — wenn auch recht selten — einen Fortsatz, der in seiner Gestalt dem von Retzius beschriebenen, sogenannten „gemischten Fortsatz“ entspricht. Da es wohl immer deutlicher zu Tage tritt, dass die Unterscheidung von Achsencylindern und Dendriten mehr ihrer morphologischen Verschiedenheit, als ihrer physiologischen Dignität Rechnung trägt, so glaube ich, kann die Bezeichnung: „gemischter Fortsatz“ keine rechte Bedeutung mehr haben. Typische, histologisch besonders charakterisierte Achsencylinder als etwas von den Dendriten durchaus verschiedenes, sind, glaube ich, bei den Cyklostomen überhaupt nicht vorhanden.

Nur in ganz vereinzelten Fällen bemerkte ich an Zellen der eben geschilderten Art, einen anscheinend wenig verzweigten, ziemlich weit in die Längsrichtung sich erstreckenden Fortsatz, der gleichmässig an Dicke abnahm, bis er sich zur Stärke einer dickeren Neurofibrille verjüngte. Hier bekam man den Eindruck, dass der Fortsatz noch nicht wirklich endige, sondern nur nicht weiter gefärbt erscheine.

Da auch die vorderen Wurzelfasern, nach langem Längsverlauf zwischen den Strängen, weit vor ihrem Eintritt ins Rückenmark eine Verschmälerung bis auf die gleiche, geringe Dimension aufweisen — ist es nicht unwahrscheinlich, dass sie dann mit diesen Achsencylinderfortsätzen zusammenhängen, und nur merkwürdigerweise gerade dieser Zusammenhang sich immer der Färbung entzieht. (Vgl. Figg. 24 u. 26 p.)

Bloss in einem Teil der Totopräparate fand ich, mitten unter den besprochenen Zellen einzelne Individuen, von anscheinend ganz demselben Bau, aber von so auffallender Grösse, dass ihnen mit vollem Recht der Name „Kolossalzellen" zukommt. Ihr Zellkörper entspricht an Umfang den grössten Zellen, die sich im Mittelhirn finden, ja er übertrifft diese Dimension oft noch erheblich. Ihre breiten, stark verzweigten Dendriten reichen manchmal über das Gebiet von 2—3 Wurzeln. Die Zelle nimmt mit ihren Fortsätzen die gesamte Breite des Rückenmarks ein, ein etwas weniger verzweigter Fortsatz scheint, ohne die Mittellinie zu überschreiten, in eine längs verlaufende Faser überzugehen, was aber nicht mit Sicherheit zu entscheiden war. Diese ganz ungewöhnlichen Elemente fanden sich in den oberen Teilen des Rückenmarkes, aber auch im Schwanzmark. In den Arbeiten der Autoren finde ich sie nicht erwähnt. Sie haben eine überraschende Ähnlichkeit mit gewissen kolossalen Zellen des Amphioxusrückenmarks. Ihr Vorkommen scheint mir kein vollkommen konstantes zu sein; vielleicht darf man der Annahme Raum geben, dass sie — wie Fragnito für gewisse Zellen angab — ontogenetisch durch Verschmelzung mehrerer Elemente zur Entstehung kommen. (Fig. 26 n.)

Neben den grossen Zellen kommen in den seitlichen Zellbändern auch kleine Ganglienzellen vor. Sie sind zumeist mitten unter die grossen Zellen eingestreut und stimmen im allgemeinen in Form und Gestalt mit den grossen Typen überein. (Fig. 22.) Auch sie haben, wie die grossen Zellen den charakteristischen, voll-

kommen runden Zellkern mit den kreisrunden Kernkörperchen. Man kann sie ohne Schwierigkeit auch nach blosser Kernfärbung auf Grund dieses Merkmals von den in der Nähe gelegenen Gliazellen unterscheiden, deren Kerne immer unregelmässig längsoval bei diesem unseren Objekt erscheinen, und ein viel kleineres Kernkörperchen enthalten.

In dem mittleren Teil der grauen Substanz, zwischen dem Centralkanal und den Fasern der beiden Kommissuren, liegen viele charakteristische kleine Zellen in anscheinend unregelmässiger Verteilung. Die meisten erscheinen bipolar; auch unipolare Formen glaube ich einmal gesehen zu haben. Ihre feinen vielfach sich windenden Fortsätze stehen mehr minder schief gegen die Längsrichtung des Rückenmarks. Ganz typisch finden sich direkt über dem Centralkanal auf der Rückseite, etwas grössere multipolare Elemente, die nach allen Seiten hin 5—8 Fortsätze von gleichem Charakter und Kaliber gegen die seitlichen Zellstreifen hin aussenden. (Fig. 26 m.) In seltenen Fällen kann man den Übergang eines Fortsatzes dieser Zellen in eine Längsfaser beobachten. Gewöhnlich aber endigen die Fortsätze innerhalb des Markes in dem Gewirre von Gliafasern und feinsten nervösen Fäserchen, das zwischen den Müllerschen Fasern liegt, oder aber sie gelangen mit geringen Endverzweigungen an die Oberfläche, wo sie sich wahrscheinlich an der Bildung des selten deutlich unterscheidbaren Oberflächennetzes beteiligen. Einzelne Fortsätze schlagen oft ganz überraschende, komplizierte Wege ein, und laufen in mäandrischen Linien zwischen den gröberen Fasern durch. Es erscheint mir kaum möglich bei den höheren Vertebraten eine Zellart zu finden, welche dieser Gattung homolog wäre. In noch weit höherem Masse gilt dies von jenen Zellen, welche am Rande des Markes innerhalb der Faserstränge liegen und die ich Randzellen nennen möchte. Diese Zellen erscheinen im vitalen Methylenblaupräparat gewöhnlich erst nach längerer Einwirkung der Farbe. Von jenen

Gliazellen in derselben Region, von welchen schon Retzius eine charakteristische Abbildung gegeben, unterscheiden sie sich durch Gestalt und Struktur. Ihre Form ähnelt sehr den Pyramidenzellen, doch kommen auch alle möglichen Variationen vor (Fig. 18).

Die Basis der Zelle liegt meist dem Rand zugekehrt; ihre Fortsätze reichen nach innen bis in die graue Substanz hinein und treten zwischen die grossen seitlichen Zellen (Fig. 26 f). Einen viel merkwürdigeren Verlauf nehmen einzelne Fortsätze; ich konnte einige Male einen längeren faserartigen Fortsatz dicht an der äussersten Kante des Marks auf die ventrale Fläche ziehen sehen. Hier teilte sich die Faser und der eine Teil, welcher sich beträchtlich verjüngte, schien direkt in die ebenfalls ungemein verschmälerte Hauptfaser einer sog. Bogenfaser überzugehen, ein Befund, der, wenn er sich öfters bestätigen liesse, um so merkwürdiger wäre als die Stellung und der Ursprung der genannten Fasern sonst vollkommen in Dunkel gehüllt erscheint. Die Randzellen sind an Längsschnitten wenig auffallend und da sie nur vereinzelt stehen, meist nicht eben leicht nachzuweisen.

Was die feinere Struktur aller der eben besprochenen Zellen betrifft, so war ich — Dank dem besonders günstigen Gelingen der Bielschofskischen Reaktion am isolierten Rückenmark — in der Lage über das Verhalten der Neurofibrillen reichlichen Aufschluss zu gewinnen.

Es scheinen zwei Arten von Fibrillen vorzukommen: eine dünnere Form von etwa $^1/_8$ μ Dicke und eine dickere von etwa $^1/_4$ μ. Beide Formen dürften innerhalb derselben Zelle vorkommen und gehen miteinander Verbindungen ein. Die echten Netzbildungen scheinen von den etwas dickeren gebildet; doch dürften sich wahrscheinlich auch die dünneren daran beteiligen.

In den grossen Zellen der seitlichen Zellstränge ist der Reichtum an feinsten Fibrillen ein ganz enormer. Sie ziehen

durch alle Fortsätze, anscheinend gleichmässig, ohne Unterschied herein und sind höchstens hie und da in einem Fortsatz zu Zügen angeordnet. In der Zelle selbst aber sind sie nicht wie bei höheren Wirbeltieren, zu deutlichen Bahnen vereinigt, sondern durchflechten sich vollkommen unübersichtlich zu einem äusserst dichten, kaum auflösbaren Filzwerk. Echte Netzbildungen werden wohl auch in den grossen Zellen vorkommen, aber mit Bestimmtheit liess sich das bei der allzugrossen Reichlichkeit der differenzierten Elemente nicht erkennen; dagegen konnten in Zellen mittlerer Grösse mit allergrösster Deutlichkeit Netze gesehen werden, und zwar bilden die gegen den Zellkern aus den Fortsätzen ziemlich gerade ziehenden Fibrillen rings um den Kern in einem gewissen Umkreis eine Gitterkugel, die vollkommen jenen Bildungen entspricht, welche Apathy zuerst an den Ganglienzellen der Hirudineen demonstrierte und die mit Methylenblau so leicht nachzuweisen sind. Die Deutlichkeit dieser Netzbildung, in der immer drei Fibrillen an einem Punkt zusammenstossen ist über jeden Zweifel erhaben. Es ist sogar möglich einzelne in einer Ebene gelegene Maschen des Gitters zu photographieren. (Fig. 7 Mitte, Fig. 17.) In den kleinen Zellen der seitlichen Zellbänder, sowie in den früher erwähnten Zellen des mittleren Grau, welche beide viel weniger reich an Fibrillen sich erweisen, konnte ich auch nicht Netze nachweisen, möchte aber darum ihr Vorhandensein nicht in Abrede stellen. Auch in den kleinen mittleren Zellen konnte ich die Fibrillen darstellen, doch scheinen sie viel spärlicher zu sein.

Bei dem grossen Interesse, welches jetzt periphere Netzbildungen in oder um die Zelle in der Histologie des Centralnervensystems beanspruchen, habe ich nach solchen Bildungen eifrigst gesucht. Es ist mir aber nie gelungen, weder im Fibrillenpräparat noch in den Methylenblaupräparaten, die bei höheren Wirbeltieren wenigstens Andeutungen solcher Bildungen zu geben pflegen, irgend ein peripheres Netzwerk zu kon-

statieren. Nicht selten konnte ich dagegen beobachten, wie einzelne Fibrillen — welche aus feinen Zellfortsätzen oder aufgesplitterten Achsencylindern stammten — in Verbindung mit dem Körper der Ganglienzellen traten, indem sie durch einen Fortsatz hinein- und anscheinend durch einen anderen wieder hinauszogen.

An sehr stark differenzierten Präparaten nach Bielschofskis neuerer Methode, gewinnt man den Eindruck als wäre die Lagerung der Fibrillen für die Zelle das Formgebende und das kaum sichtbare Protoplasma denselben bloss angelagert. Man begreift, dass solche Bilder zu so extremen Anschauungen den Anlass geben können, wie sie Kronthal über den Bau der Ganglienzelle geäussert hat. Ich halte es aber für nicht am Platz auf diese näher einzugehen.

Was das Verhalten der färbbaren Portionen des Zellkörpers der Nisslsubstanz betrifft, versuchte ich durch Präparate nach Nissls Originalmethode Aufschluss zu bekommen. Bei der Form und Lagerung des Rückenmarks ist es recht schwer genügend dünne Schnitte von bloss in 95 %igem Alkohol gehärtetem Material zu erlangen. Es fanden sich fast gar keine distinkten grösseren Ansammlungen von Körnchen wie man sie bei höheren Wirbeltieren anzutreffen gewohnt ist, sondern es schien der ganze Zellleib und auch ein Teil Fortsätze ziemlich gleichmässig blau gefärbt; und zwar entspricht die Intensität der Färbung der sog. schwach sich färbenden Substanzportion, wie sie Nissl bei Säugern beschrieben hat. Durch die diffuse Verteilung der färbbaren Substanz ist natürlich auch irgend eine Abgrenzung von Schollen und ungefärbten Bahnen nicht zu konstatieren. Dieser Befund stimmt gut mit dem Negativ des Fibrillenpräparates überein.

Auch die übrigen Verfahren, bei welchen die Schollen in mehr oder weniger deutlicher Weise dargestellt werden, ergaben dasselbe Resultat. In Bezug auf den Kern zeigten die Nissl-

präparate eine deutliche Kernmembran und ein intensiv gefärbtes Kernkörperchen, in dessen Centrum ein helleres, sehr dunkel umrandetes Körnchen erscheint.

Die faserigen Bestandteile des Cyklostomenrückenmarks sind in Grösse und Durchmesser sehr verschieden. Schon seit langem sind speziell die dicken, von Johannes Müller entdeckten Fasern bekannt. Der naheliegende Vergleich mit den Kolossalfasern wirbelloser Tiere, liess dieselben eine Zeitlang für etwas Besonderes gelten. Erst in neuerer Zeit haben bessere Methoden uns darüber aufgeklärt, dass diese Fasern nur in der Dimension, nicht in der Struktur, sich von den anderen unterscheiden. Alle Fasern der Cyklostomen bestehen aus feinsten Neurofibrillen, die im allgemeinen parallel der Längsachse ziehen. Sie sind eingebettet in eine fast homogen erscheinende, für sich allein schwer darstellbare Masse, die inter- und perifibrilläre Substanz. Begrenzt werden die Fasern nach aussen durch ein besonders an dicken Elementen deutlich wahrnehmbares Häutchen; es ist schwer festzustellen ob ausser den sehr reichlichen Gliafasern und einzelnen Nervenfasern noch ein Bestandteil dieses Häutchen bildet. Dennoch scheint auch eine äusserst dünne Lage einer der Markscheide analogen Substanz, die durch gewisse Reagentien allein geschwärzt wird, an der Innenseite des oberflächlichen Häutchens zu liegen. Bei der vitalen Färbung mit Methylenblau färben sich die Fasern in verschiedener Weise; entweder sie erscheinen wie von einem äusserst zarten Häutchen begrenzt, das allein die Farbe gebunden zu haben scheint, oder die Faser erscheint als ein homogen tiefblau gefärbter Strang. Eine dritte Art ist dadurch charakterisiert, dass die Fibrillen sehr deutlich hervortreten. Mir ist kaum ein Fall bekannt, wo die Färbung der Fibrillen deutlich das Primäre gewesen wäre. Meist erscheint zuerst eine homogene Färbung und erst bei längerer Schädigung, resp. fast ganz regelmässig bei der Fixierung scheint die Farbe an die Fibrillen gebunden zu werden. Ein

merkwürdiger Vorgang zeigt sich darin, dass bei der Fixation oder vielleicht schon während des Absterbens, homogen gefärbte Elemente ihre Farbe einbüssen, während zugleich ihre Kontur mit allerfeinsten Methylenblaukryställchen besetzt erscheint. Hier darf man wohl eine chemische Bindung mit späterem Zufall in die Farbe und die wahrscheinlich lipoide Substanz des Nervenelements annehmen, wobei die Farbe krystallinisch ausgeschieden wird.

Die Müllerschen Fasern — mit welcher Bezeichnung nur die ganz besonders dicken gemeint sein sollen —, sind von diversen Autoren in genügendem Masse beschrieben worden (Fig. 26 b, c). Auf Grund der neueren Methoden möchte ich diesen Schilderungen folgendes hinzufügen. Die gut fixierte Faser füllt den ihr im Gewebe gegebenen Raum vollkommen aus; ihre Fibrillen sind besonders fein und entsprechen in ihrer Dicke kaum der Hälfte der Fibrillen der Fasern der Amphibien. Auf dem Längsschnitt scheinen die Fibrillen niemals vollkommen parallel zu verlaufen, auf dem Querschnitt scheinen sie im Centrum am dichtesten gedrängt zu liegen. Am frischen Gefrierschnitt bestehen diese Verschiedenheiten nicht; sie sind gewiss nur die Folge des ungleichmässigen Eindringens der Fixierungsflüssigkeit der durch die besonders resistente futteralartige Gliascheide grosser Widerstand entgegengesetzt wird. Gegen die Oblongata hin nimmt die Zahl der dicken Fasern ab, wie ich mich auf Querschnittserien überzeugen konnte. Den Ursprung aus gewissen grossen Zellen des Nachhirns und Mittelhirns glaube ich in Übereinstimmung mit den Angaben Meyers gesehen zu haben. Man erkennt nach dem Totopräparat, dass die Fasern vollkommen gerade verlaufen; nur einige ziehen von der centralsten Stelle des Marks schief nach aussen, um dann unterhalb der äussersten Kante der grauen Substanz zu verlaufen. (Fig. 26 c.)

Während es Retzius nicht gelang die Müllerschen Fasern vital zu färben, ist mir dies — allerdings nur in seltenen Fällen

gelungen. Die Fasern färbten sich ganz homogen, an der Oberfläche waren einzelne unscharf konturierte dunklere Flecken, immer aber erschienen die Fasern vollkommen glatt und trotzdem sie auf Strecken bis zu 8000 μ gefärbt waren, zeigte sich an ihnen nicht die geringste Verzweigung. Ihre Endigungsweise festzustellen, gelang nicht. Schliesslich möchte ich noch bemerken, dass ich an Gefrierschnitten nach Bielschofskis Methode das von Studnička beschriebene Kanälchensystem besonders auf dem Querschnitt einige Male mit grosser Deutlichkeit wahrnehmen konnte.

Die übrigen, längs verlaufenden Fasern sind äusserst verschiedenen Kalibers. Die feinsten, oft nur 1 μ dick. Besonders auf der Oberseite des Rückenmarks finden sich lange Stränge vollkommen paralleler, anscheinend unverzweigter sehr zarter Fasern. Einzelne Fasern sind manchmal mehrere Centimeter weit durch die ganze Länge des Präparates gefärbt; dabei überzeugt man sich, dass sie meist nicht weit von der Oberfläche gelegen sind. Die meisten Fasern aber verlieren dort, wo sie in die Tiefe der Substanz eindringen mehr oder minder rasch ihre Färbung, weshalb es so grosse Schwierigkeiten bietet, sie bis in ihre letzten Endigungen, oder zu ihren Ursprüngen aus Zellen zu verfolgen. Man trifft an den gerade verlaufenden Fasern rechtwinkelig abgehende Fortsätze, seltener längere Kollateralen; schliesslich sieht man einzelne Fasern an der Oberfläche des Markes, selten im Innern in der Umgebung des Centralkanals mit spärlichen Verzweigungen enden. Die feineren Fasern zeigen häufig Varikositäten von wechselnder Grösse. Es lässt sich deutlich erkennen, dass einzelne davon während des Lebens schon auftreten; sie zeigen dann ein homogenes Aussehen. In der Regel aber sind sie ein typisches Zeichen des beginnenden Absterbens, wobei man deutlich beobachten kann, dass das Knötchen aus der perifibrillären Substanz besteht. Die intensiv gefärbten Fibrillen ziehen bald einzeln, bald mehrere

dicht zusammengedrängt an der Substanz des Knötchens vorüber oder durch sie hindurch.

Nach längerer Zeit — besonders wenn die Fixation nicht schnell erfolgt — tritt dann jener Zerfall in Körnchen ein, welcher schliesslich das Bild der Neurosomen Helds ergiebt. In Schnittpräparaten, welche in Formol-Osmium fixiert und nach Bielschofskis neuer Methode gefärbt sind, sucht man vergebens nach Varikositäten. Man findet wohl manchmal die diesen Bildungen entsprechende Verziehung und das lokale Auseinanderweichen der Fibrillen, aber die perifibrilläre Substanz — die das Wesentliche der Varikositäten vorstellt — ist hier nicht gefärbt.

Neben den Fasern, welche gerade in der Längsrichtung durch das Rückenmark ziehen, finden sich viele andere, welche bestimmte charakteristische Typen vorzustellen scheinen, wenn auch oft ihr Verlauf den Eindruck grosser Unregelmässigkeit macht; die meisten dieser Fasern kreuzen die Systeme der Längsfasern. Sehr auffallend ist der grosse Wechsel im Kaliber, welchen diese Fasern häufig erleiden. Es scheint dies für das Cyklostomenrückenmark charakteristisch zu sein und es ist merkwürdig, dass auch die neueren Autoren diesem Umstande nicht mehr Rechnung getragen haben. Es gehört die Verschmälerung einer Faser nach ganz kurzem Verlauf um das Zwanzigfache des Kalibers durchaus nicht zu den Seltenheiten und diese enorme Verschmälerung ist wohl hauptsächlich der Grund, weshalb es bisher nicht möglich ist den Ursprung der Fasern aus bestimmten Zellen festzustellen. Ich sehe mich daher gezwungen — leider ohne den Zusammenhang feststellen zu können — hier einige Fasergattungen zu beschreiben, die in ihrem eigentümlichen Verlauf bisher nicht erwähnt und auch bei höheren Vertebraten kaum dargestellt sind. (Figg. 20 u. 26.)

Besonders charakteristisch ausgebildet fand ich in vielen Präparaten ein Fasersystem, welches Retzius erwähnt und das

ich wegen seiner auffallenden Anordnung als System der Bogenfasern bezeichnen möchte. Man findet auf der Ventralseite eine grosse Anzahl y-förmiger Faserteilungen in allen möglichen Dickendimensionen, darunter auch einzelne sehr dicke.

Die ungeteilte Faser verläuft transversal ziemlich oberflächlich und folgt auf ihrem Wege der ventralen schwachen Oberflächenkrümmung des Rückenmarkes. Sie verjüngt sich einerseits gegen den Rand zu einem feinen, kaum mehr unterscheidbaren Faden, den ich einige Male in den Fortsatz einer Randzelle verfolgen konnte; auf der anderen Seite geht sie — nachdem sie die Mittellinie überschritten hat — in die Y-förmige Teilung über; beide Teiläste ziehen typisch in grossem Bogen zwischen die Längsfasern, wobei man sie auf lange Strecken verfolgen kann, bis sie sich dem Auge entziehen. Man sieht sie zuweilen einzelne Kollateralen abgeben. (Figg. 10 u. 20.)

Wo sich die Faser teilt, ist die fibrilläre Streifung meist ganz besonders deutlich ausgeprägt.

Da sich häufig viele Fasern dieses Typus zugleich färben und dabei ihre Bogen sich gegenseitig überkreuzen, entsteht eine recht charakteristische Figur (Fig. 11), an der man sofort erkennen kann, dass man es mit der ventralen Seite des Rückenmarkes zu thun hat. Da alle diese Fasern die Mittellinie überschreiten, bilden sie den Hauptteil der ventralen Kommissur. — Wie schon bei der Besprechung der dickeren Müllerschen Fasern erwähnt wurde, ziehen auch manche der zarteren Fasern nach langem Verlauf parallel zur Längsrichtung plötzlich schief gegen die Rückenmarkskante, um dann hier weiter in der Längsrichtung zu verlaufen.

Nicht selten findet man Fasern eines schwer erklärbaren Typus, deren Verästelungen die Form eines F oder eines H zeigen. Dabei ist die Stärke der Äste so übereinstimmend, dass es nicht möglich ist zu bestimmen, was Hauptfaser — was Kollateralen sind. (Fig. 26 r.)

Die ventrale Kommissur wird von den Fortsätzen der grossen und der kleinen Zellen der seitlichen Zellbänder von Fortsätzen der Kolossalzellen und solchen der Randzellen gebildet. Es beteiligen sich daran auch viele der eben besprochenen Fasern, besonders die Bogenfasern. Die spärlich entwickelte dorsale Kommissur wird von den Fortsätzen der kleinen, in der Mitte über den Centralkanal gelegenen Zellen gebildet und auch einzelne Fortsätze der seitlichen Zellen tragen zu ihrer Bildung bei.

An vitalen Methylenpräparaten findet man nicht selten auf grössere Strecken, die Wurzelfasern am Rückenmark gefärbt; ihr Verhalten auf den Querschnitt ist von allen Autoren, besonders von Reissner und Koelliker eingehend gewürdigt worden. Diese Autoren wollen die Fasern der vorderen Wurzel bis in ihre Ursprünge aus den grossen Zellen der seitlichen Zellbänder verfolgt haben. Ein Verhalten, welches mir trotz eifrigen Bemühens in Querschnitts- und Längsschnittserien nachzuweisen nicht gelang. An den Methylenblaubildern schienen die Verhältnisse jedenfalls viel komplizierter zu liegen, als die älteren Autoren es annahmen. Behandelt man das Rückenmark lange Zeit, eine halbe — bis eine Stunde mit Methylenblau, so färben sich die meisten ventralen Wurzelfasern eine grosse Strecke weit. Während man sie in dichten Bündeln bis in die Muskeln hinein verfolgen kann und an einzelnen Fasern gelegentlich auch Verzweigungen bis zu den Muskelendplatten sehen kann, sieht man centralwärts die Wurzel über die untere Fläche des Marks etwa $1/6$ der Breite hinüberziehen und sich dann in die Substanz des Rückenmarks einsenken, nachdem sie Dura und Pia durchbrochen haben. Häufig gelang es mir ein Verhalten zu beobachten, das meinens Wissens bisher von keinem Autor erwähnt wurde. In jeder Wurzel (an einem Präparat an mehr wie 40 Wurzeln nachweisbar, —) trat mitten unter anderen dünneren Wurzelfasern eine hervor, deren Kaliber den mittleren Müllerschen Fasern gleichkam. (Figg. 24 u. 26 p.)

Gelingt es, eine dünne Muskelschicht in Zusammenhang mit Wurzeln abzutragen, kann man beobachten, dass diese dicke Faser sich direkt in jeder Wurzel ohne jede weitere Teilung zu den nächstgelegenen Muskelfasern begab und dort mit kurzen rechtwinkeligen Querverzweigungen und den gewöhnlichen Endplatten endete, während die anderen motorischen Fasern erst nach längerem Verlauf und mehrfachen Verästelungen zu den Muskeln gelangen. Gleich nach dem Eintritt in die Fasersubstanz des Rückenmarks weichen die vorderen Wurzelfasern in grossen Bogen immer mehr auseinander und gehen schliesslich in die Längsrichtung über. Dabei ist sowohl an Totopräparaten ebenso wie an Schnittpräparaten, auf denen die Fasern eine längere Strecke weit getroffen sind, für alle Fasern charakteristisch, dass sie schliesslich alle stark an Kaliber abnehmen, bis sie in eine zarteste Faser auslaufend, für das Auge verloren gehen. Dieses konstante und merkwürdige Verhalten haben die neueren Untersucher, Retzius und Owsjannikow nicht hervorgehoben. Je dicker die Fasern anfangs waren, desto unmittelbarer ist ihr Schmälerwerden; eine Abgabe von Kollateralen oder ein Austreten der reichlichen Fibrillen lässt sich dabei nicht nachweisen. Man kann zugleich die Wurzelfasern weit über das Eintrittsgebiet der nächsten hinteren und nächstfolgenden vorderen Wurzel sogar noch verfolgen. Ein scheinbares Endigen in einer Ganglienzelle erwies sich bei Anwendung stärkster Systeme immer als Trugbild. Aus dem hier beschriebenen Verhalten geht wohl ohne weiteres klar hervor, dass die Verhältnisse gewiss nicht so liegen, wie sie die älteren Autoren schildern. „Ein Zellfortsatz geht in die Richtung der vorderen Wurzel und wird, wie leicht zu sehen, zu einer der vorderen Wurzelfasern". Nur durch einen ganz besonderen Zufall, dürfte auf Quer- und Längsschnitten dieses Verhalten überhaupt jemals nachzuweisen sein. —

Die hintere Wurzel lässt sich am günstigten darstellen, wenn

man das Rückenmark der Einwirkung des Methylenblaus intra vitam von der Rückseite aussetzt, indem man entweder es auf einer Seite von den Wurzeln loslöst und die Gallertschicht der Arachnoidea entfernend die Flüssigkeit auf die Rückseite bringt, — oder indem man am — wie geschildert — in situ präparierten Rückenmark die Farbe in die Lymphräume der Rückenmarkshüllen injiziert. Es färben sich so die Wurzeln nach einer halben bis einer Stunde, manchmal auch die Spinalganglien, die aufzufinden es allerdings einer gewissen Übung bedarf. Es entspringt die hintere Wurzel bei den Cyklostomen — wie von den Autoren zur Genüge betont wurde — nicht in derselben Ebene und in derselben Richtung, wie die vordere. Sie ist im allgemeinen etwas schwächer als die ventrale Wurzel und ihr Eintritt in die Fasersubstanz des Rückenmarkes erfolgt noch etwas mehr gegen die Mittellinie hin als bei der ventralen. Die Fasern weichen beim Eintritt nur wenig auseinander; dabei ist sehr deutlich zu sehen, wie die Fasern gleich nach dem Eintreten ins Mark sich in zwei ungleich starke Äste T-förmig teilen. Beide Fortsätze verlaufen weiters, nur langsam an Kaliber abnehmend, in entgegengesetzter Richtung zwischen den längs verlaufenden Fasersträngen.

Man verliert sie hier aus dem Auge, ohne dass weitere Verästelung zu beobachten wäre. Die einzelnen Fasern besitzen recht ungleichen Durchmesser; manche dickere Fasern geben bei der T-teilung einen so zarten Ast ab, dass man kaum von einer Teilung sprechen kann; andere geben anscheinend gar keinen Ast ab und verlaufen, rechtwinkelig umbiegend, weiter im Marke. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass diese Fasern zu den grossen Hinterzellen verlaufen und zwar zu solchen, welche sowohl in der Nähe des Wurzeleintrittes, als auch weiter davon entfernt, im Bereich der nächsten Wurzel gelegen sind. Den Zusammenhang von solchen Zellen und Wurzelfasern und Übergänge von diesem Zelltypus bis zu den Spinalganglien, konnte

Fig. 23.



Fig. 24.



Fig. 25.



Kolmer del.

Fig. 26



ich mehr wie einmal konstatieren. (Fig. 26 k.) Höchst auffallend sind einzelne Fasern, von denen bisher meines Wissens nirgends Erwähnung getan wurde; es verläuft nämlich der eine Ast einer T-förmig geteilten Faser, zuerst ein Stück weit in den längsverlaufenden Strängen neben den T-Fasern und biegt dann in derselben Ebene vollkommen um, worauf er sich bis zur Eintrittszelle der Wurzel zurückverfolgen lässt, eine vollkommene Schleife bildend. (Fig. 24.) Wo es möglich ist in den Teilungen der Fasern die Fibrillen genügend deutlich zu unterscheiden, hat es den Anschein, als ob die Fibrillen nur einfach nach beiden Seiten auseinanderwichen. Neurofibrillen, welche aus einem der Fortsätze in den andern ziehen, konnte ich nicht beobachten.

Wie aus den vorstehenden Ausführungen hervorgeht, zeigt sich, dass wir weit davon entfernt sind, durch die Untersuchung des Rückenmarks eines primitiven Kranioten über den ursprünglichen Aufbau des Nervensystems der Wirbeltiere unter Anwendung der heutigen Methoden, genügenden Aufschluss zu erlangen. Mit Recht haben einige Forscher betont, dass das Zurückgehen auf einfachere Formen, so fruchtbringend es in anatomischer und embryologischer Beziehung ist, in physiologischer Hinsicht, die Probleme nur verschleiert und erschwert. Erst die funktionelle Differenzierung der Elementarbestandteile ergiebt, Hand in Hand mit der physiologischen Ausbildung, die für uns bisher erkennbare morphologische Differenzierung.

Die Tausend Einzelheiten, die uns über die Zusammensetzung des Centralnervensystems bekannt sind, haben Zusammenfassungen in Form von Hypothesen über den Zusammenhang und die Leitungsverhältnisse in den Centren geführt. Einen nur geringen Beitrag zu diesen Anschauungen bilden unsere Kenntnisse über den Aufbau des Cyklostomenmarks und es erscheint etwas gewagt, bei deren grosser Lückenhaftigkeit Betrachtungen darüber anzustellen, inwiefern sie geeignet sind die allgemeinen Anschauungen über den Aufbau nervöser Centra

zu stützen. Man darf wohl sagen, dass zwei Gruppen von Lehrmeinungen über die Zusammensetzung des Centralnervensystems jetzt im Vordergrunde des Interesses stehen. Die Diskontinuitätslehre und die Kontinuitätslehre oder — wenn sich auch die Begriffe nicht völlig decken — die Neuronentheorie und die Fibrillentheorie.

Abgesehen von den wichtigen, entwickelungsgeschichtlichen Auffassungsunterschieden nimmt die erstere die Leitung diskontinuierlich auf dem Wege von Zellindividuum zu Zellindividuum an, die andere spricht von einer kontinuierlich aus einem Zellindividuum ins andere in mehr oder minder komplizierter Weise anatomisch übergehenden Substanz (der Fibrillensubstanz) und verlegt den Vorgang der Leitung in die Substanz eben dieser Fibrille.

Das Centralnervensystem des Ammocoetes in Einheiten morphologischer Natur aufzulösen, welche dem Begriff des Neurons, wie er in den letzten 20 Jahren ziemlich allgemein angenommen wurde, entsprächen, ist von verschiedenen Seiten schon versucht worden. Trotzdem ich auch die Chromsilbermethode — wenn auch nur in geringem Masse — angewendet habe, so konnte ich mich dem Eindrucke nicht verschliessen, dass auch mit Hilfe derselben geradeso wie nach den Ergebnissen aller anderen Methoden es sehr schwer ist, alle vorhandenen nervösen Bestandteile in solche Neuronen zu zergliedern. Nur nebenbei möchte ich bemerken, dass jene Anastomosen von Zellen, welche ich oben erwähnt habe, dem strengen Begriff des Neurons widersprechen, zumal die Beschaffenheit der Kerne jener Zellen absolut auf einen dauernden Ruhezustand, nicht etwa an eine vor kurzem abgelaufene Teilung denken lässt. Einige Untersucher haben — wie es nahe lag — einfach die an Säugern, Amphibien und höheren Fischen gewonnenen Erfahrungen bei der Deutung des Aufbaus und Zusammenhangs des Cyklostomenmarkes verwertet; so wurden die grossen Zellen der „Vorder-

hörner“ deren Fortsätze in vordere Wurzeln verfolgt worden sein sollen, — eine Angabe, die übrigens in neuen eingehenderen Arbeiten immer mehr mit grosser Reserve vorgebracht wird — als motorische Vorherhornzellen aufgefasst. Die hinteren Zellen wurden ohne genügend sichere Anhaltspunkte, als sensible bezeichnet. Aber schon die neueren Autoren Retzius und Owsjannikow sind in der Anwendung solcher Bezeichnungen viel vorsichtiger geworden.

Über die Beziehungen der Elemente zueinander, ist so viel wie gar nichts bekannt; auch die mit der Chromsilbermethode erhältlichen Bilder sprechen durchaus nicht für die von der Neuronenlehre angenommene Beziehung zwischen Dendrit und Zellkörper. Für diejenige Verbindungsweise von Zellen, welche ursprünglich von Gerlach ausgesprochen, seither aber zu verschiedenen Malen wieder aufgenommen wurde, nämlich: dass die Nervenzellen mit den letzten Verästelungen ihrer Dendriten in direktem kontinuierlichen Zusammenhang stehen könnten, scheinen einige Bilder an der Oberfläche des Rückenmarks zu sprechen. Hier vereinigen sich anscheinend Fortsätze der verschiedensten Zellen und Endigungen von Fasern in einem kontinuierlichen Netzwerk. Ein ähnliches Netzwerk ist möglicherweise auch im Innern des Markes zwischen den Futteralen der grösseren Fasern vorhanden, wie auch Owsjannikow es annimmt. Einen sicheren Nachweis dafür zu erbringen, ist auch mir nicht gelungen. Es scheint, dass jede Zelle die Oberfläche mit einem, wenn nicht vielen Fortsätzen erreicht und (es ist schwer mit der heutigen Methodik diese Bilder zu fixieren) mit dem oberflächlichen Netzwerk dort in Verbindung tritt. Dies würde vielleicht einem Teil jener grauen Substanz, Punktsubstanz oder Neuropil entsprechen, welche wir bei Avertebraten finden und auf welche die Verteidiger der Fibrillenlehre: Apathy, Bethe und Nissl so grossen Wert legen.

Es entsprechen ja die in den Zellen mit grösster Deutlichkeit

nachweisbaren Fibrillengitter ganz den Befunden und Anschauungen der genannten Autoren. Dagegen findet sich, dass ähnlich gebaute pericelluläre Gitter der wichtigste Bestandteil von Nissls Grau anscheinend nicht vor. Viele, wenn auch nicht absolut überzeugende Beobachtungen sprechen für gitterartige Fibrillenverbindungen in der oberflächlichsten Schichte des Markes, dicht unter der von den plattenartigen Fortsätzen der Ependym- und Gliazellen gebildeten neuerdings von Renaut und Retzius besprochenen Limitans externa

Es lässt sich dieses Gitterwerk mit dem in der inneren Molekularschichte der Wirbeltierretina vergleichen, welches auch unter einer Limitans liegt, wie es von Bielschofski und Pollak in neuerer Zeit geschildert wurde. Wenn man bedenkt, dass auch bei höheren Wirbeltieren nachgewiesenermassen einzelne Zellfortsätze die Oberfläche des Rückenmarkes erreichen und dort möglicherweise auch miteinander in Verbindung treten können, so würde das Rückenmark der Cyklostomen eine Mittelstellung zwischen den Centralorganen niederer Tiere und einem höheren Typus von Fischen einnehmen, wenn auch keiner der bekannten Fischtypen ihm besonders nahe steht.

Die Resultate der vorstehenden Arbeit, möchte ich etwa folgendermassen zusammenfassen:

Das Rückenmark der Cyklostomen erlaubt keine Unterscheidung von grauer und weisser Substanz; es enthält keine echten markhaltigen Fasern: dennoch scheint es möglich, durch gewisse Methoden eine zarte Schichte einer dem Mark homologen Substanz darzustellen.

Die Nervenzellen sind wahrscheinlich alle multipolar. Die unipolaren und bipolaren Typen erscheinen nur dann, wenn einzelne Fortsätze sich nicht färben.

Als Übergangstypen zwischen Ependymzellen und Ganglienzellen kommen möglicherweise auch unipolare Typen vor. Rein

bipolare Zellen scheinen nur selten bei den grossen Hinterzellen vorzukommen und bei einzelnen kleinen Zellen der Mitte.

Es empfiehlt sich die Unterscheidung folgender Zelltypen:

Grosse Hinterzellen.

Grosse und kleine Zellen der seitlichen Säulen.

Kleine Zellen der Mitte.

Randzellen.

Kolossalzellen, welche über die ganze Breite des Rückenmarks mit Körper und Fortsätzen reichen.

Alle Nervenzellen enthalten:

a) Sehr spärliche färbbare Substanz (Nisslkörper).

b) Neurofibrillen, wahrscheinlich in zwei verschiedenen Stärken; die Neurofibrillen bilden, wie sich in den Zellen der seitlichen Stränge mit Bestimmtheit nachweisen liess, in der Nähe des Kern ein echtes Gitterwerk im Sinne Apathys mit je zu dritt, in einem Punkte verbundenen Fäden. In den anderen Zelltypen ist das Vorkommen von Gittern wahrscheinlich, liess sich aber nicht darstellen.

Das Vorhandensein eines an der Oberfläche der Zellen innerhalb des Zellleibes oder dicht peripher gelegenen Pericellulärgitters war mit dazu geeigneten Methoden nicht zu erweisen und ist daher unwahrscheinlich.

c) Die Nervenzellen enthalten ein System von zusammenhängenden Kanälchen, deren Wand von einer wenig differenzierten Schichte des Zellplasmas gebildet wird. Es finden sich in ihnen kleine, intensiv färbbare Einschlusskörperchen. Eine Kommunikation des Kanälchensystems mit äusseren Hohlräumen erscheint nicht ausgeschlossen, liess sich aber nicht einwandfrei beobachten.

Wohl aus technischen Gründen treten die Kanälchensysteme (Trophospongium) deutlich nur in grossen Zellen hervor. Die grossen Hinterzellen sind für deren Demonstration ein besonders geeignetes Objekt.

Die Fortsätze der Nervenzellen erreichen die Oberfläche des Rückenmarks, um höchst wahrscheinlich in einem unter der Limitans externa gelegenen Netzwerk zu anastomosieren.

Die Fasern des Cyklostomenmarkes bestehen aus Fibrillen, Perifibrillärsubstanz und entbehren des Marks. Sie zeigen konstant ein Oberflächenhäutchen und ein Homologon der Markscheide. An allen gröberen Fasern lässt sich eine besondere Gliascheide nachweisen.

Man unterscheidet mit Vorteil:

Längsfasern; die Müllerschen Fasern sind die dicksten darunter, sonst aber nicht Gebilde sui generis.

Transversal verlaufende Fasern mit querem, schiefem und mäanderförmigem Verlauf.

Bogenfasern auf der Ventralseite des Rückenmarks.

Vordere Wurzelfasern.

Hintere Wurzelfasern.

Vordere Wurzelfasern und Bogenfasern sind eigenartig durch ihre plötzliche bedeutende Verschmälerung charakterisiert. Der Ursprung beider ist auf Quer- und Längsschnittserien nicht zu konstatieren.

Was den Zusammenhang von Zelle und Faser betrifft, so ist es sicher, dass einzelne Hinterzellen einen Fortsatz in die hintere Wurzel entsenden.

Von den Randzellen lässt sich in seltenen Fällen ein Zusammenhang mit den ventralen Bogenfasern konstatieren. Es ist wahrscheinlich, dass die Zellen der seitlichen Zellbänder mit motorischen vorderen Wurzelfasern zusammenhängen, liess sich aber nie bis zur Evidenz konstatieren.

Eine dem Neuropil der Wirbellosen, resp. dem Grau der höheren Wirbeltiere entsprechende Bildung, liess sich nicht darstellen.

Das Gliagewebe entspricht im allgemeinen den bisherigen Darstellungen der Autoren.

Der Centralkanal enthält konstant den Achsenfaden. (Reisnerscher Faden).

Er ist sicher kein nervöses Gebilde, wahrscheinlich ein Sekretionsprodukt der Ependymzellen. Das Rückenmark ist in seinem ganzen Verlauf bis zur Oblongata gefässlos.

Das Rückenmark zeigt, abgesehen von der allmählichen Verschmälerung des ganzen Organs und dem langsamen Verschwinden der dicksten Fasern, grosse Gleichförmigkeit im Bau, in seinem ganzen Verlauf. Eine Segmentierung ist — abgesehen von den Wurzelfasern — nicht deutlich ausgeprägt.

Das bandartige Rückenmark darf als ein dem Craniotenstammtypus nahestehendes, aber doch ganz eigenartig modifiziertes angesehen werden. Es kann kaum angenommen werden, dass es eine Zwischenstellung zwischen bekannten, tieferstehenden Formen des Centralnervensystems und dem Rückenmark der jetzt lebenden Cranioten darstellt.

Die bisher bekannten Details über den histologischen Aufbau, reichen nicht aus um derzeit eine bestimmte Anschauung über die Leitungsverhältnisse zu bilden.

Litteratur-Verzeichnis.

1. Born, Über den inneren Bau der Lamprete. Heusingers Zeitschrift Bd. II. 1827.
2. Schlemm und D'Alton, Über das Nervensystem der Petromyzonten. Müllers Archiv. 1838.
3. Müller, Johannes, Vergleichende Neurologie der Myxinoiden. Abhandlg. der Berl. Akademie. 1838—1840.
4. Owsjannikow, Disquisitiones microscop. de medullae spin. Textura inprimis in piscibus. Dorpat 1854.
5. Stilling, Atlas mikroskop.-anatom. Abbildungen zu den neuen Untersuchungen über den Bau des Rückenmarks. Kassel 1859.
6. Reissner, Beiträge zur Kenntnis des Rückenmarks. Müllers Archiv. 1860.
7. Kutschin, Über die mikroskopische Struktur des Rückenmarks von Petromyz. fluv. Gelehrte Nachrichten der Universität Kasan. 1865.
8. Langerhans, Untersuchungen über Petromyz. planeri. Freiburg 1873.
9. Freud, Über den Ursprung der hinteren Nervenwurzeln bei Ammocoetes planeri. Über Spinalganglien und Rückenmark des Petromyzon. Sitzungsberichte der Akademie Wien. Bd. 75 u. 78. 1877—1878.
10. Wiedersheim, Das Gehirn von Ammocoetes und Petrom. plan. Jenasche Zeitschr. Bd. 14. 1880.
11. Scott, Beiträge zur Entwickelungsgesch. des Petrom. Morph. Jahrb. Bd. VII. 1881.
12. Ahlborn, Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoolog. Bd 39 u. 40. 1883.
13. Ranson und Thompson, On the spinal and visc. nerves of cyclost. Zoolog. Anz. Bd. IX, S. 421. 1886.
14. Nansen, Frith., The structure and combination of the histological. Elements of the central nerve-system. Bergens Museum. Aarsberetning. 1887.
15. Retzius, Biologische Untersuchungen. Bd. II. Das centrale Nervensystem von Myxine. 1891.

16. Studnička, Ein Beitrag zur Histologie und Histogenese des Rücken marks. Sitzungsbericht der königl. böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften. 1895.
17. Koelliker, Handbuch der Gewebelehre. Bd. II. 1896.
18. Mayer, Friedr., Das Centralnervensystem von Ammocoetes. Anat. Anz. Bd. XIII, Nr. 24. 1897.
19. Sargent, Anat. Anz. Bd. XVII. 1900.
20. Studnička, Über das Vorkommen von Kanälchen und Alveolen im Körper der Ganglienzelle und im Achsencylinder einiger Nervenfasern einiger Wirbeltiere. Anat. Anz. Bd. XVI. 1900.
21. Schaper, Zur Histologie des Kleinhirns der Petromyzonten. Anat. Anz. Bd. XVI, S. 439. 1900.
22. Holmgren, Zur Kenntnis der Spinalganglien des Kaninchens und des Frosches. Anat. Anz. Bd. XVI. Nr. 7. 1900.
23. Johnston, The brain of Petromyzon. — An attempt to define the primitive functional division of the sensual nerve-system. Journal of Comparat. Neurology. Vol. XV. Nr. 1. 1902.
24. Owsjannikow, Das Rückenmark und das verlängerte Mark des Neunauges. Mémoires de l'academie imp. des Sciences de St. Pétersburg. Vol. XIV. Nr. 4. Leipzig. Voss' Sortiment. 1903.
25. Holmgren, Über Trophospongien centraler Nervenzellen. Archiv f. Anat. u. Entwickelungsgesch. 1904.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Übersichtsbild über das Rückenmark. Gefrierschnitt nach Bielschofskis Methode versilbert. Das Rückenmark liegt innerhalb seiner Häute, zwischen der skelettogenen Schicht und der Muskulatur zu beiden Seiten; unten ein Abschnitt der Corda. Man sieht die nach dieser Methode gefärbte, der Markscheide homologe Substanz der Nervenfasern. Apochrom. Zeiss. 16 mm. Proj. Ok. 2.

Fig. 2. Grosse Hinterzelle. Sublimat-Essigsäure. Eisenhämatoxylin. Man sieht an der Zelle zwei entgegengesetzt-polige Fortsätze, neben dem Kern deutlich abgegrenzte Kanälchen mit Einschlüssen in der Wandung. Apochrom. Zeiss. 1,40. 2 mm.

Fig. 3. Partie aus der Mitte des Rückenmarks. Horizontalschnitt. Bielschofski, kleine tripolare Zelle mit Neurofibrillen. Apochrom. Zeiss. 1,40. 2 mm.

Fig. 4. Grosse Hinterzelle nach Methode Bielschofski. (Vergrösserung wie oben.) Die Zelle zeigt zwei ruhende, normale Zellkerne nebeneinander.

Fig. 5. Zwei Hinterzellen (nach Bielschofski). Beide Zellkörper durch drei Plasmabrücken untereinander verbunden. Vergrösserung wie Nr. 4.

Fig. 6. Zwei Hinterzellen durch einen Fortsatz anastomosierend. Bielschofskis Methode. Horizontalschnitt. Vergrösserung wie Nr. 4.

Fig. 7. Kleine Zellen der seitlichen Zellstränge. Bielschofskis Meth. Apochrom. 1,40. 2 mm. Proj. Ok. 2. Man sieht in der kleinen Zelle im Centrum einen Teil des Neurofibrillennetzes (drei Maschen, die bei einer Einstellung sichtbar.)

Fig. 8. Mittlere Partie eines Querschnittes durch das Rückenmark. Osmiumsäure, mit Holzessig-Nachbehandlung. — Man sieht die Verhältnisse in der Nähe des Centralkanals, die geschwärzten Körnchen (wahrscheinlich Fett) in der grauen Substanz. Apochrom. 4 mm. Proj. Ok. 2.

Fig. 9. Horizontalschnitt durch den Centralkanal. Trichlormilchsäure. Eisenhämatoxylin. Kongokorinth. Man sieht den gewellten Centralfaden, an dem man eine dunklere innere Partie unterscheiden kann, getragen von den verklebten Flimmerhaaren der Ependymzellen. Daneben einzelne, dunkelgefärbte Leukocyten. Apochrom. 1,40. 2 mm. Kompensat. Ok. 4.

Fig. 10. Übersichtsbild. Methylenblau. Totopräparat. In der Mitte gekreuzte Bogenfasern, im tieferen Niveau einzelne Zellen der seitlichen Stränge sichtbar. Apochrom. 16 mm. Proj. Ok. 2.

Fig. 11. Ein Teil des Bogenfasersystems. Methylenblau. Totopräparat Randzellen aus der Tiefe durchschimmernd. Vergrösserung wie Fig. 10.

Fig. 12. T-Teilung und Verlauf der sensiblen Wurzelfasern. Methylenblau-Färbung. Totopräparat. Vergrösserung wie Fig. 10.

Fig. 13. Multipolare Zellen aus den seitlichen Zellsträngen. Methylenblau. Totopräparat. Apochrom. 16 mm. Kompens. Ok. 4.

Fig. 14. Grosse Zellen der seitlichen Zellstränge, zwei in ihrer Gestalt völlig übereinstimmende Typen, mit charakteristischem, seitlichem Fortsatz-wahrscheinlich Achsencylinderfortsatz. Methylenblau. Totopräparat. Apochrom. 4 mm. Proj. Ok. 2.

Fig. 15. Eine Partie aus den seitlichen Zellsträngen; Anschnitte dreier grosser und dreier mittlerer Zellen, sowie einer grossen Hinterzelle. Fibrillenstruktur. Bielschofskis Methode. Apochrom. 1,40. 2 mm. Proj. Ok. 2. Horizontalschnitt.

Fig. 16. Grosse seitliche Zelle mit einem längeren Fortsatz. Horizontalschnitt. Vergrösserung wie Fig. 15.

Fig. 17. Mittelgrosse Zelle aus den seitlichen Zellsträngen. Darstellung des Verlaufes des Fibrillengitters. Man sieht immer 3 Fibrillen an einer Stelle zusammenstossen. Bielschofskis Methode. Apochrom. 1,40 2 mm. Komp. Ok. 8.

Fig. 18. Drei Retziussche Randzellen. Methylenblau. Totopräparat. Vergrösserung wie Fig. 17.

Fig. 19. Eine Zelle der seitlichen Zellstränge vital gefärbt; die bei verschiedener Einstellung sichtbaren Verläufe ihrer Fortsätze in eine Ebene projiziert gedacht. Vergrösserung wie Fig. 14.

Fig. 20. Anordnung der Bogenfasern und Randzellen. Das Bauchmark von der Ventralseite betrachtet. Methylenblau. Totopräparat.

Fig. 21. Zellen der seitlichen Zellstränge wie sie sich darbieten, wenn ungefähr die halbe Anzahl aller vorhandenen Elemente vital sich gefärbt hat. Vergrösserung wie Fig. 14.

Fig. 22. Kleine seitliche Zelle mit charakteristischem langen Fortsatz. Vergrösserung wie Fig. 14.

Fig. 23. Grosse Hinterzelle mit sehr reichlich entwickeltem Trophospongium. Eisenhämatoxylinfärbung. Apochrom. 1,40. 2 mm. Komp. Ok. 4.

Fig. 24. Rückenmarksquerschnittsbild. Fixierung nach Erik Müller. Apochrom. 4 mm. Komp. Ok. 4.

Fig. 25. Ein Stück eines Methylenblau-Totopräparates genau nach der Natur bei verschiedener Einstellung kombiniert. Man sieht den Eintritt der sensiblen Wurzel und die Bildung sensibler Stränge. Dazwischen der Eintritt der motorischen Wurzel, in den sensiblen Strängen eine umbiegende, rücklaufende Faser. Reichliche T-Teilungen. In jeder ventralen Wurzel eine besonders dicke Faser.

Fig. 26. Schema der Lagerungs- und Formverhältnisse im Rückenmark, nach verschiedenen Präparaten kombiniert. In der Mitte a der Centralkanal mit dem Centralfaden auf dem Querschnitt.

b. Daneben die Querschnitte der Kolossalfasern.
c. Gekreuzte Kolossalfaser.
d. Grosse seitliche Zellen verschiedener Typen.
e. Kleine seitliche Zellen.
f. Randzellen.
g. Verbindung mit den Bogenfasern.
h. Hinterzellen.
i. Hinterzelle in Verbindung mit hinterer Wurzelfaser.
k. Übergangszelle.
l. Spinalganglienzelle.
m. Kleine Zellen der Mitte.
n. Seitliche Kolossalzelle.
o. Hintere Wurzelfaser.
p. Vordere Wurzelfaser.
q. Faser mit mäandrischem Verlauf längs der Müllerschen Fasern.
r. H-förmig sich teilende Faser.
s. Das wahrscheinlich anzunehmende Netz a der Oberfläche.

Aus dem anatomischen Institut zu Upsala.

Über die

Entwickelung der Reptilienlungen.

Von

Carl Hesser,
Upsala.

Mit 29 Figuren auf den Tafeln 19/29 und 4 Figuren im Text.

Einleitung.

Schon ein flüchtiges Studium der komparativen Lungenanatomie lehrt, dass je höher in der Tierreihe ein Individuum steht, desto komplizierter und verwickelter ist der Bau seiner Lungen. Zwischen der einfachsten Amphibienlunge, nur aus einem schlichtwandigen Sack bestehend, und der am höchsten differenzierten Säugetierlunge mit ihrem reich verzweigten Luftröhrensystem giebt es alle Nuancen; der Übergang erfolgt gradweise, Schritt für Schritt. Das wussten bereits die älteren Anatomen und Zoologen. Nichts lag darum näher und war natürlicher, als dass man aus den einfacheren Lungenformen die vollkommeneren herzuleiten suchte und dass man, gestützt auf die Resultate, welche die Untersuchung der entwickelten Lungen ergab, den Weg zu bestimmen suchte, welchen die Natur eingeschlagen hat, um von den einfachen Luftsäcken der niederen Vertebraten zu den kunstvoll gebauten Atmungsapparaten der höheren zu gelangen. Man suchte mit Kenntnis von dem Bau der Lunge bei dem *entwickelten* Tiere sowohl die Phylogenese wie die Ontogenese der Lunge zu bestimmen.

A priori war wohl dabei anzunehmen, dass die Lungenentwickelung während ihres Verlaufes von den niedrigsten bis zu den höchsten Stadien im grossen und ganzen nach demselben Gesetz fortgeschritten ist. Die durch Studium der Struktur bei

der fertig gebildeten Lunge erhaltenen Resultate schienen indes in eine andere Richtung zu deuten. Diese Resultate schienen nämlich darauf hinzuweisen, dass die höheren Lungenformen nach einem völlig entgegengesetzten Prinzip gebildet seien, wie es der Vervollkommnung der niederen zu Grunde gelegen habe, dass also die Säugetier- und Vogellunge in ihrer Entwickelung einen geradezu umgekehrten Weg wie die Reptilien- und Amphibienlunge gegangen sei. Bei diesen letzteren Tierklassen lag die Erklärung zur Entstehung der komplizierteren Lungen aus den einfacheren entschieden in der Annahme am nächsten, dass der ursprünglich einheitliche und mit glatten Wänden versehene Luftsack durch in centripetaler Richtung erfolgende Hineinwachsung von Bindegewebssepta aus den Wänden des Sackes in kleinere Abteilungen (Alveolen, Zellen, Krypten u. s. w.) geteilt worden ist. Dieses System von Septa erhielt allmählich eine immer reichlichere Ausbildung, indem die zuerst entstandenen Bindegewebsfalten weiter nach dem Centrum der Lunge drangen und gleichzeitig sekundäre Septa, diese wieder tertiäre u. s. w. aussandten, wodurch die einzige grosse Höhle, welche der niedrigste Lungentypus einschliesst, in ihrer Peripherie in eine Anzahl kleinerer Höhlen abgeteilt wurde, während das Centrum als ein Rohr von grösserem oder geringerem Umfang bestehen blieb, je nachdem das Septasystem zu einer niederen oder höheren Ausbildung gelangte. Die Lungen der höheren Vertebraten, der Vögel und Säugetiere, konnte man sich kaum durch einen solchen Prozess entstanden denken. Ausserdem kam man durch Untersuchung von Embryonen aus diesen Tierklassen bald zu der Einsicht, dass die Entwickelung der Lunge bei den höheren Tieren nach einem ganz anderen Prinzip erfolgt. Man fand, dass bei diesen eine Vergrösserung der inneren Lungenfläche durch Entwickelung von nicht etwa Bindegewebswänden, welche in centripetaler Richtung wachsen, sondern von hohlen, warzenartigen Zapfen, sogenannte Knospen, erreicht wurde, welche

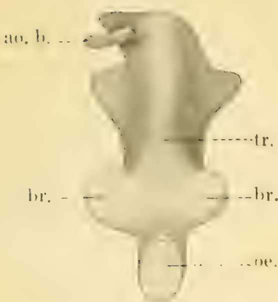


Fig. 1.

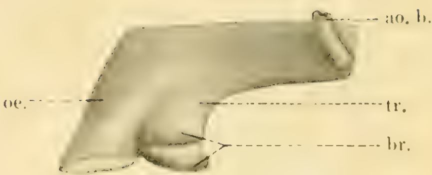


Fig. 2.

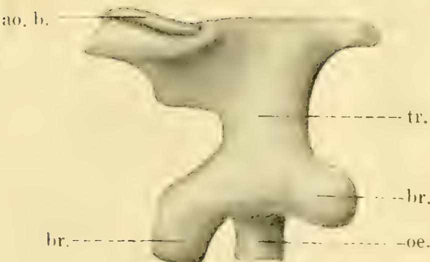


Fig. 3.

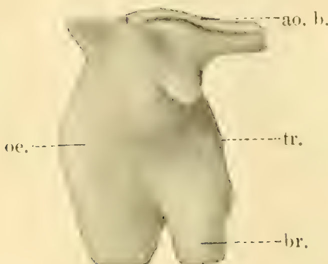


Fig. 4.

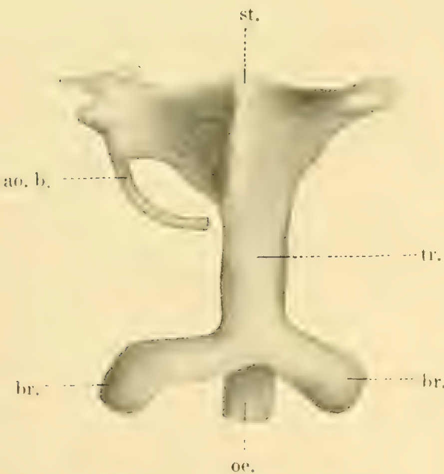


Fig. 5.



Fig. 6.

Hesser. Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

centrifugal aus dem die innere Lungenfläche bekleidenden Epithel herauswachsen und sich alsdann zu den langen, engen Röhren verlängern, welche für die Lungen der beiden höheren Tierklassen charakteristisch sind.

Mehrere Forscher haben versucht, eine Brücke über die Kluft zu schlagen, welche so zu bestehen scheint zwischen dem Wege, den die Lungen der Amphibien und Reptilien gewandert sind, um eine höhere und zweckmässigere Ausbildung zu erreichen, und demjenigen, den die Lungen der Vögel und Säugetiere befolgt haben, um zu demselben Ziele zu kommen. So lange die Ontogenese der Vogel- und Säugetierlunge verhältnismässig wenig und unvollständig bekannt und zum Teil falsch verstanden war, suchte man die Kluft durch die Erklärung zu vermindern, dass bei den beiden höheren Tierklassen die beiden einander durchaus entgegengesetzten Prozesse zur Erreichung des erstrebten Zieles, Vergrösserung der Respirationsfläche, zusammenwirken. So sagt Milne Edwards (1857) hinsichtlich der Entwickelung der Säugetierlunge: „Ces deux modes de constitution concourent pour produire les poumons" (S. 320). Diese seine Behauptung stützt er auf Beobachtungen, die er, wie er sagt, an jungen Embryonen gemacht hat. Eine Art Zwischenglied zwischen den beiden Gruppen (Amphibien und Reptilien — Vögel und Säugetiere) bildete der Kameleont, dessen Lungen ihren komplizierten Bau, wie man meinte, durch Septabildung erhalten haben, während die im kaudalen Ende der Lunge vorkommenden sackartigen, an die Luftsäcke der Vögel erinnernden Anhängsel durch Ausstülpung der Lungenwand zu stande gekommen sein sollten. Die Kluft war also teilweise ausgefüllt, indem bei den höheren Vertebraten nur ein neues Moment in die Entwickelung der Lunge hinzugekommen war.

Miller (1893) suchte sie dadurch völlig auszufüllen, dass er die Hypothese (denn etwas anderes als eine unbewiesene Hypothese konnte es nicht werden) aufstellte, dass in der ganzen

Reihe die beiden Prozesse nebeneinander vorkommen; der Unterschied im Verlauf der Lungenentwickelung bei den beiden Gruppen bestände nur darin, dass bei Amphibien und Reptilien die Septabildung die Hauptsache ist, bei Vögeln und Säugetieren spielt die Knospenbildung die wichtigste Rolle. Es existierte also nur ein Unterschied im Grade, nicht aber in der Art. Irgendwelche Beweise oder Tatsachen als Stütze seiner Ansicht führt er doch nicht an.

Milani (1897) versuchte auf einem anderen Wege zu demselben Ziele zu kommen. Durch ein gründliches komparatives Studium der postembryonalen Lungen der Reptilien kam er zu dem Schluss, dass in dieser Klasse die höher ausgebildeten, komplizierteren Lungen aus den einfacheren einzig und allein durch eine von der Peripherie der Lunge nach deren Centrum fortschreitende Septabildung entstanden sein müssen. Weiter weist er auf die auffallende Ähnlichkeit zwischen den Lungen der Vögel und denjenigen der Seeschildkröten in deren definitiv entwickeltem Stadium hin. Wenn man davon absieht, dass die bei den Vögeln vorkommenden sogenannten Lungenpfeifen miteinander kommunizieren, so giebt es zwischen den beiden Lungenformen nur graduelle Unterschiede. Vollkommen logisch fährt er dann fort: „Unwillkürlich wird man sich dann fragen, ob die Vogellunge nicht vielleicht wirklich diesen Entwickelungsgang (der Septabildung) genommen haben könnte . . .“ Und da die Kommunikation zwischen den angrenzenden Lungenpfeifen aus mehreren Gründen sehr wohl eine sekundäre Erscheinung sein kann, „so wird man kaum mehr Zweifel darüber haben können, dass sich die Vogellunge wirklich auf die geschilderte Weise entwickelt hat.“ Und auf dem einmal eingeschlagenen Wege fortsetzend, schliesst er seine Arbeit mit folgenden Worten: „ . . Es wird keinem Zweifel mehr unterliegen können, dass die Säugetierlunge wirklich den geschilderten Entwickelungsgang (der Septabildung) genommen hat.“ Milani ist also durch das

Studium entwickelter Reptilienlungen zu der Ansicht gekommen, dass in dieser Tierklasse die innere Lungenfläche ausschliesslich durch Septabildung vergrössert worden ist, und durch eine theoretische, vollkommen logische Erwägung wird er davon zu dem Schluss geführt, dass der Prozess höchst wahrscheinlich hinsichtlich der Vogel- und Säugetierlunge derselbe gewesen ist.

Dies schrieb Milani im Jahre 1897. Er konnte dann wohl nicht gut ohne Kenntnis der Resultate geblieben sein, welche neuere Untersuchungen über die embryologische Entwickelung der Säugetierlunge gezeitigt hatten. Koelliker, Küttner, His, D'Hardiviller u. a. hatten ja schon dann dargethan, dass die Lungen der Säugetiere und des Menschen nach dem Prinzip der Knospenbildung und ausschliesslich auf diese Weise sich entwickeln. Wenn daher Milani sagt, dass der Entwickelungsgang der Vogel- wie der Säugetierlunge zur Erreichung einer höheren Vollkommenheit seinem Wesen nach ein von der Peripherie nach dem Centrum fortschreitender Septabildungsprozess ist, muss er damit wohl nur die phylogenetische Entwickelung der Lunge gemeint haben. Dass auf diese Weise die Phylogenese der Säugetierlunge in offenbaren Widerspruch zu deren Ontogenese kommt, scheint ihm vollständig entgangen zu sein. Wenigstens erwähnt er kein Wort davon.

Dieser Gegensatz wird dagegen mit Schärfe von Gegenbaur (1901) betont, welcher ihn als eine bestimmte Thatsache darstellt, mit welcher man zu zählen hat.

Nachdem während der beiden letzten Jahrzehnte durch embryologische Untersuchungen, wie es scheinen will, mit Sicherheit festgestellt worden ist, dass in der Ontogenese der Vogel- und Säugetierlunge keinerlei Andeutung vermerkt werden kann, dass in deren Phylogenese ein centripetal fortlaufender Faltenbildungsprozess auch nur im geringsten Grade eingegriffen hat, während man fortfahrend daran festhielt, dass die Entwickelung der Amphibien- und Reptilienlunge ausschliesslich nach diesem

Prinzip erfolgt, wurde die Kluft zwischen den beiden Gruppen noch tiefer als vorher. Doch gab es Verschiedenes, was geeignet war, demjenigen, welcher sich mit diesem Thema vertraut gemacht hatte, Zweifel an der Gültigkeit des Gesetzes zu erwecken, welches von alters her in Bezug auf die Vervollkommnung der Lunge bei Amphibien und Reptilien als herrschend angenommen worden ist. Ebenso leicht z. B. als es sich denken lässt, wie eine Lacertalunge durch Hineinwachsung von Bindegewebsfalten nach dem Centrum des Lungensackes hin von einer Amphibienlunge gebildet worden sein kann, ebenso schwer ist es, sich vorzustellen, wie die Lungen der Schildkröten und Krokodile durch einen noch weitergehenden Verlauf desselben Prozesses hätten entstehen können. Auch erscheint wohl die Erklärung, welche z. B. Milani von der Entstehung des in der Schildkrötenlunge befindlichen, von ihm beschriebenen, längsgehenden „Rohres“ giebt, welches die distale Fortsetzung des intrapulmonalen Bronchus bildet, mehr als unbefriedigend. Weiter bieten die entwickelten Schildkröten- und Krokodillungen eine bedeutend grössere Ähnlichkeit mit den Lungen der Vögel und Säugetiere, als mit denen der niederen Reptilien und Amphibien dar, weshalb es eigentümlich erscheinen muss, dass die Lungen bei jenen Erstgenannten sich nach einem ganz anderen Plan entwickeln sollten, als die Vogel- und Säugetierlunge.

Es konnte darum nicht gut lange dauern, bis die Frage wieder zur Behandlung aufgenommen wurde. Und dass die Antwort in erster Linie in der Ontogenese der Amphibien- und vor allem der Reptilienlunge zu suchen sein müsste, war bei der Kenntnis davon, wie während der letzten Jahre die Embryologie häufig eine befriedigende und nicht selten sogar äusserst einfache Lösung für manches, dem Aussehen nach schwer zu lösendes, entwickelungsgeschichtliches Problem gegeben hat, zu vermuten.

In der Hoffnung, grössere Übereinstimmung zwischen den

höheren und niederen Lungenformen hinsichtlich des Prinzipes ihrer onto- und phylogenetischen Entwickelung zu finden, schritt Fanny Moser (1902) zur Untersuchung der Lungen der niederen Vertebraten, der Vögel, Reptilien und Amphibien. Sie kam durch ihre Untersuchungen zu dem Schluss, dass die Lunge bei ihrer fortschreitenden Komplikation stets demselben Gesetz folgt. Das Prinzip für das Wachstum der Amphibien- und Reptilienlunge ist in der Hauptsache dasselbe, wie für das der Vogel- und Säugetierlunge. In der ganzen Serie wird die innere Fläche der Lunge durch centrifugale Sprossenbildung von dem das Lumen der Lunge bekleidenden Epithel aus entwickelt und vergrössert. Das Hineinwachsen von Bindegewebssepta in centripetaler Richtung geschieht auf keinem Stadium und bei keiner Tierklasse, wenn nicht vielleicht bei verschiedenen niederen Reptilien und Amphibien, ein Prozess, der indes auch bei diesen, im Verhältnis zu dem in entgegengesetzter Richtung gehenden Hauptprozess, von untergeordneter Bedeutung ist.

Fanny Moser ist diejenige, welche die Frage zuletzt behandelt hat. Das Resultat ihrer Untersuchung ist von anderen noch nicht bestätigt worden.

Wie aus dem Vorstehenden hervorgegangen sein dürfte, ist die Lehre von der Komplizierung der Lunge durch eine immer reichlicher gewordene Faltenbildung aus dem komparativen Studium der verschiedenen Lungentypen hervorgegangen, welche erwachsene Amphibien und Reptilien zeigen. Eine Stütze für die Lehre war aus dem Gebiete der Embryologie kaum zu erhalten. Auch die Anatomen und Zoologen, welche den Lungen der Amphibien und Reptilien ein sorgfältigeres, eingehenderes Studium gewidmet hatten, begnügten sich damit, ihre Untersuchung auf die äussere Form der Lungen und ihren makro- und mikroskopischen Bau bei dem ganz entwickelten Tiere zu beschränken. Das gilt von Meckel (1818), von dem die älteste, mehr umfassende Arbeit über die Reptilienlungen her-

stammt. Ebenso verhält es sich mit allen seinen Nachfolgern: Carus (1834), Cuvier (1835), Lereboullet (1838), Stannius (1856), Milne Edwards (1857), Williams (1859), Owen (1866), Schulze (1871), Gegenbaur (1874), Miller (1893), Milani (1894, 1897).

Das embryologische Studium der Amphibien- und Reptilienlunge ward so gut wie vollständig bei Seite gelassen. Vor Fanny Moser haben, soweit ich habe finden können, nur zwei Forscher einige Daten hinsichtlich der Embryologie der Reptilienlunge gegeben. Und auch deren Angaben sind ziemlich knapp.

Rathke (1861) sagt ganz kurz, dass er bei Emys Europea Lungenanlagen in Form von zwei kleinen Ausstülpungen aus dem Darmkanal gesehen hat, welche anfangs einzeln mit dem Darm kommunizieren und erst sekundär eine gemeinsame Mündung erhalten. Darauf erweitert sich die Lungenanlage und wird sackförmig. Auf der Innenseite dieses Sackes entstehen Leisten erster, zweiter, dritter u. s. w. Ordnung, wodurch die Lungenwand allmählich eine ansehnliche Dicke und „eine beinahe schwammartige Beschaffenheit“ erhält. Die Embryologie der Krokodilenlunge hat er etwas ausführlicher behandelt (1866). Aber auch hier erklärt er die älteren Stadien als aus den jüngeren durch Hineinwachsen von Leisten und Falten von der Innenseite des ursprünglichen schlichtwandigen Lungensackes aus entstanden.

Nach Hoffmann (1890) entwickelt sich die Lunge mit der Trachea bei Reptilien von dem Kopfdarm ungefähr ebenso wie eine lobierte Drüse. Die erste Anlage bildet eine kleine blinddarmähnliche Ausstülpung der ventralen Darmwand, fast unmittelbar hinter der letzten Kiemenspalte. Das ist die Anlage zur Trachea, die sich nach hinten in zwei kleine Rohre verlängert — die Anlagen der beiden Bronchien. „Hiermit, kann man sagen, sind die wesentlichsten Teile des Atmungsapparates

angelegt, denn in den nächstfolgenden Entwickelungsstadien nehmen Lungen und Luftröhre einfach an Umfang zu. In den späteren Stadien der Entwickelung bilden die Lungen einfach ein Paar blinde Säcke mit durchaus glatten Wänden und gleichen in diesem Stadium den einfachen Lungensackbildungen der niederen Wirbeltiere." Und „in den letzten Stadien der Entwickelung . . . . beginnen auf der Innenwand der Lungen das Netzwerk leistenartige Erhebungen sich zu zeigen, welche allmählich an Höhe zunehmen und in demselben Grade natürlich tiefer in das Binnenlumen der Lungensäcke hervorspringen."

Dies ist, wie ich habe finden können, alles, was ältere Embryologen über die Lungenentwickelung bei Reptilien geschrieben haben.

Da erschien Fanny Mosers (1902) oben erwähnte Arbeit. Sie ist etwas ausführlicher. Da aber Fanny Moser sich die Hauptaufgabe gestellt hat, zu entscheiden, nach welchem Prinzip (Sprossenbildung oder Septabildung) die Entwickelung der Lunge fortschreitet, ist auch sie nicht so weit in die Details gegangen, als dies zu wünschen wäre. Der Raum gestattet hier nicht, ein ausführliches Referat über ihre Arbeit zu geben. Es sei genug nochmals hervorzuheben, dass sie die Sprossenbildung als den weitaus wichtigsten Prozess beim Wachstum der Lunge auch bei Reptilien und Amphibien darstellt. Zu ihrer Beweisführung und einigen Details kommen wir im folgenden zurück. Wer von den Ergebnissen ihrer Arbeit nähere Kenntnis erhalten will, sei auf ihre Abhandlung im Archiv für Mikrosk. Anat., Bd. 60, verwiesen.

Eine detailliertere Arbeit über die Ontogenese der Reptilienlunge ist meines Wissens noch nicht veröffentlicht worden. In der Absicht, sowohl zur Ausfüllung der Lücke, welche sich also noch in der komparativen Embryologie der Lunge vorfindet, beizutragen, als auch womöglich einen noch kräftigeren Beweis für (eventuell gegen) Fanny Mosers Behauptung zu schaffen,

dass die Entwickelung der Reptilienlunge nach demselben Prinzip, wie die der Vogel- und Säugetierlunge erfolgt, habe ich zufolge Anregung von meinem Lehrer, Herrn Professor Broman, die Untersuchung gemacht, deren Resultat nachstehend mitgeteilt wird.

Eigene Untersuchungen.

Material und Untersuchungsmethode.

Die Untersuchung hat teils embryonalen Lungen in verschiedenen Entwickelungsstadien von Anguis, Cnemidophorus, Tarentola, Chrysemys, Emys, Chelone und Crocodilus teils entwickelten von Lacerta, Emys, Chrysemys und Testudo gegolten. Die embryonalen Lungen sind teils auf Schnitten, teils mittelst nach Borns Methode verfertigter Rekonstruktionsbilder studiert worden. Rekonstruiert sind die Lungen von folgenden Embryonen worden:

Anguis	4,2	mm	Chrysemys	4,5	mm	
Cnemidophorus	8,2	„	„	5,5	„	
„	20,2	„	„	6,6	„	
Tarentola	3	„	„	7	„	
„	4,4	„	Emys	7	„	
„	6	„	„	7	„	(stark gebogen)
„	8,5	„	Chelone	12	„	(Rumpflänge)
„	9	„	Krokodil	14,3	„	

Die entwickelten Lungen, welche von in Spiritus konservierten Tierspecies genommen worden sind, sind ganz einfach aufgeschnitten worden.

Das Material ist zum grössten Teil von Herrn Prof. Broman beschafft worden. Die Anguis-, Cnemidophorus- und

Tarentolalungen sind mit Hilfe von Schnittserien untersucht worden, welche in die Sammlungen des hiesigen anatomischen Institutes gehören und die der Präfekt des Institutes, Herr Prof. Hammar, teilweise durch Prof. Bromans Vermittlung, mir gütigst zur Verfügung gestellt hat.

Für die bedeutende Arbeitserleichterung, welche mir daraus erwachsen ist, spreche ich Herrn Professor Hammar hier meinen besten Dank aus.

Ganz besonders verpflichtet fühle ich mich aber gegenüber meinem Lehrer, Herrn Prof. Broman, für die Besorgung des Materiales, für die vielen Ratschläge und Auskünfte, womit er mir beigestanden, wie für das rege Interesse, mit welchem er meine Arbeit verfolgt hat. Es ist mir daher eine so liebe Pflicht wie ein inneres Bedürfnis, Herrn Prof. Broman an dieser Stelle meinen aufrichtigen, herzlichen Dank darzubringen.

Die Entwickelung der Eidechsenlunge.

Die erste entodermale Anlage der Trachea und der Lungen zeigt sich bei den Eidechsen in Form von einer Ausstülpung aus der ventralen Wand des Vorderdarmes. Am 4,2 mm langen Anguisembryo, dem jüngsten von mir untersuchten Reptilembryo, bei dem eine Lungenanlage zu entdecken war, besteht diese Anlage aus einer Falte, die in das ventrale Mesenterium von der ventralen Seite des Darmes, unmittelbar kaudal von der letzten Kiemenspalte bezw. Kiemenarterie ausbuchtet und zwar in gleicher Höhe mit dem kranialen Teil des Herzens, das sich bedeutend mehr kaudal als die Lungenanlage erstreckt. Der Darm, welcher in der Pharynxgegend ein verhältnismässig umfangreiches Lumen von ziemlich unregelmässiger Form zeigt, nimmt kaudalwärts erst allmählich an Weite ab, um dann unmittelbar hinter der letzten Kiementasche ganz plötzlich von

Seite zu Seite platt zu werden, wodurch das Darmlumen an dieser Stelle im Querschnitt die Form einer sagittal gestellten Spalte erhält. Die die ventrale Hälfte dieser Spalte begrenzende Partie des Vorderdarmes ist die Tracheaanlage. Etwas weiter kaudal breitet sich diese Trachealanlage nach den Seiten aus, die erste Anlage der beiden Bronchien bildend (vgl. Figg. 1 und 2, Taf. 19).

Kaudal von der erwähnten Lungenanlage wird der Darm auf einmal ganz schmal, so dass man, wenn man den Darm kaudo-kranial verfolgt, in dessen Lumen auf einen Absatz stösst, wo die Lungenanlage herausspringt.

Das Epithel, welches das Lumen der Lungenanlage auskleidet und ringsherum die gleiche Höhe hat, scheint einfach zu sein; ein hohes Cylinderepithel mit basal gestellten Kernen. Das umgebende Bindegewebe ist ausserordentlich zellenreich. Die Zellen haben runde oder ovale Kerne.

Die lateralen Ausbuchtungen (Anlage der Bronchien) im kaudalen Teile der Falte wachsen später in zwei anfangs enge Röhren aus. An dem 3 mm langen Tarentola-Embryo erweist sich die linke Erweiterung ungefähr von demselben Aussehen wie die entsprechende Bildung bei dem eben erwähnten Anguis-Embryo, während sie auf der rechten Seite zu einem in kaudolateraler Richtung gehenden kurzen Rohr verlängert ist. Übrigens zeigt die Lungenanlage in der Hauptsache dasselbe Aussehen wie bei Anguis. Die herausbuchtende Falte ist in ihrem ventralen Teil nur etwas erweitert, so dass ein Querschnitt des Darmes mit der Lungenanlage bei diesem Embry ein keulenförmiges Lumen mit nach der Rückseite des Embryo gewandten Stiel zeigt. Die Falte steht fortfahrend in ihrer ganzen Ausdehnung mit dem Darm in Verbindung. Eine von diesem isolierte Trachea lässt sich noch nicht unterscheiden (Figg. 3 und 4, Taf. 19).

Dies ist dagegen der Fall bei einem etwas älteren Tarentola-Embryo (4,4 mm lang). Hier findet sich eine vom Darm getrennte Trachea, welche in der Mittellinie liegt und kranial in eine von den Seiten zusammengedrückte rektanguläre Tasche übergeht, die längs ihrem dorsalen Rande mit dem Darme in offener Verbindung steht. Die ventro-kraniale Ecke der Tasche springt auf leicht in die Augen fallende Weise in die Mittellinie vor (Figg. 5 und 6, Taf. 19).

Die Bronchien sind auf beiden Seiten zu rohrförmigen Gebilden ausgewachsen, welche sich von der Trachea nach der Dorsalseite des Embryo begeben und so zusammen einen Bogen ventral vom Darm beschreiben. Der rechte ist etwas länger als der linke. Beide enden mit einer mässigen Erweiterung.

Das Epithel in diesem wie im vorhergehenden Stadium ist ein hohes Cylinderepithel, wahrscheinlich einfach, mit den Kernen auf verschiedener Höhe.

Die mesodermale Lungenanlage bildet auf beiden Seiten vom Darm eine in die Körperhöhle ausspringende knollige Verdickung, die in ihrer kaudalen Partie durch einen von der Körperhöhle aufsteigenden Rezess vom Darme getrennt ist, wie dies von Broman (1904) näher beschrieben ist. Das Bindegewebe ist kernreich, besonders in der Nähe der entodermalen Anlage, und die Kerne nehmen kaudalwärts an Menge zu. Die Wand der kleinen Lungensäcken, die jetzt auf diese Weise gebildet sind, ist im Verhältnis zum Durchmesser des Epithelrohres recht dick.

Vergleicht man dieses Stadium mit dem vorhergehenden, so findet man, dass die Verbindung zwischen der faltenförmigen Trachealanlage und dem Darm etwas geringer geworden ist. In dem jüngeren Stadium befindet sich der grössere Teil der Falte kaudal von der letzten Kiementasche: die spaltenförmige Verbindung zwischen der Trachea und dem Darm wird dagegen im älteren Stadium ungefähr mitten vor derselben Tasche

angetroffen. Der kaudale Teil der Falte muss folglich vom Darm abgeschnürt sein und so der Anfang der Trachea und der Bronchien geworden sein, welche Bildungen gleichzeitig durch selbständiges Wachstum in der Länge zugenommen haben.

Eine andere Veränderung findet man in der Entstehung der oben erwähnten kranio-ventralen Ecke der taschenähnlichen Ausbuchtung, mittelst welcher die Trachea in den Darm mündet (Fig. 6, st.). Diese Ecke springt als hohler Stachel in die Mittellinie von Trachea und Darm dort aus, wo diese Gebilde ineinander übergehen. Die spaltförmige, zugespitzte Ausstülpung kann darum auf besonderes Interesse zählen, weil sie, wie es scheint, eine in einer gewissen Entwickelungsperiode konstant wiederkehrende Bildung ist. Sie ist nämlich nicht nur in nächstälteren Stadien derselben Art, sondern auch bei anderen Reptilien und (wie aus einem im hiesigen Anatomischen Museum befindlichen, von Prof. Hammar verfertigten, Rekonstruktionsmodell hervorgeht), sogar beim Menschen wiederzufinden.

Die Bronchien fahren indessen fort, in Form von engen, gleichmässig dicken Röhren weiter in die Länge zu wachsen, auf denen sich anfänglich keine Andeutung der Grenze zwischen dem extrapulmonalen Bronchus und der künftigen Lunge vorfindet. Wenn sie eine gewisse Entwickelung erreicht haben, beginnen sie jedoch, gleichzeitig wie sie an Länge zunehmen, auch umfangreicher zu werden, und auf diese Weise entstehen zwei Säcke, welche unter tracheopetaler Abnahme ihrer Weite ohne Grenze in die Bronchien übergehen (Fig. 7, Taf. 20).

Die Erweiterung schreitet gleichzeitig mit der Längenzunahme fort und macht sich in der Fortsetzung vor allem auf der lateralen Seite des kranialen Teiles der entodermalen Lungenanlage bemerkbar. Sie erstreckt sich jedoch nur bis zu einem gewissen Punkte der Bronchien; kranialwärts davon behalten diese indessen ihr röhrenförmiges Aussehen. Dadurch tritt eine deutliche und besonders lateral scharf markierte Grenze zwischen

dem Teile des anfänglich gleichmässig dicken Rohres, welcher extrapulmonaler Bronchus werden soll, und demjenigen ein, welcher für die Lunge bestimmt ist. Darum, weil die Erweiterung so gut wie ausschliesslich die laterale Wand trifft, mündet der Bronchus in die mediale Seite des epithelialen oder, wie ich ihn künftig nennen werde, des primitiven Lungensackes und zwar an dessen kranialem Ende ein (Fig. 8 Taf. 20).

Dadurch, dass die Zunahme im Umfang im kranialen Teil des Lungensackes schneller erfolgt als in dem kaudalen, erhält der Lungensack später ein Aussehen, das, soweit es die Form anbelangt, das entgegengesetzte von dem in jüngeren Stadien ist. Derselbe wird am weitesten in seinem kranialen Teil, wo die scharfe Differenzierung zwischen Bronchus und Lungensack beobachtet wird, und wird nach seinem kaudalen Ende hin allmählich enger. Eine blasenartige Anschwellung dieses letztgenannten lässt sich kaum entdecken (Fig. 8).

Während dessen wächst die Trachea ganz bedeutend in die Länge. Bei dem 6 mm langen Tarentolaembryo (Fig. 8) erweist sie sich fast doppelt so lang wie einer der Bronchien zusammen mit dem entsprechenden primitiven Lungensack, während dagegen der 4,4 mm lange Embryo derselben Art die Trachea und den rechten Bronchus nahezu von derselben Länge zeigt (Fig. 5 Taf. 19). Dagegen nimmt die Trachea nicht an Dicke zu. Sie wird anfangs im Gegenteil im Umfange geringer und zwar nicht nur relativ, im Verhältnis zu ihrer Länge, sondern sogar absolut. Vergleicht man im älteren Stadium die Trachea mit dem Darm, so fällt der geringe Umfang der Luftröhre sofort in die Augen. Während die Trachea bei dem jüngeren Embryo etwas dicker als der Darm ist, hat dieser bei dem älteren an Weite zugenommen, so dass dessen Umfang den der Trachea viele Male überholt.

Eine andere Detailveränderung, welche sowohl bei Tarentola als Cnemidophorus zu beobachten ist, besteht darin, dass der

Winkel, welchen die beiden Bronchien beim Abgange von der Trachea miteinander bilden, während der ersten Zeit der Entwickelung in demselben Masse an Grösse abnimmt, wie der Embryo älter wird. Während also der in Frage stehende Winkel bei dem 4,4 mm langen Tarentolaembryo 160° beträgt, ist derselbe bei dem 6 mm langen Embryo auf 30° gesunken, und von 75° bei dem 8,2 mm langen Cnemidophorusembryo ist er auf 25° bei dem 20,2 mm langen Embryo von derselben Tierart heruntergegangen. Gleichzeitig erhalten die Bronchien einen weniger dorsalen Verlauf; sie gehen mehr parallel mit dem Darm.

Diese Veränderung steht offenbar einerseits mit dem Wachstum des Bronchus und des primitiven Lungensackes und andererseits mit dem begrenzten Raum in Zusammenhang. Denn in gleichschenkeligen Dreiecken mit gleich grossen Basen nimmt ja der gegen die Base liegende Winkel in demselben Masse an Grösse ab, wie die den Winkel einschliessenden Seiten an Länge zunehmen. Da nun der Zuwachs des Embryos in frontaler und sagittaler Richtung mit der schnellen Längenzunahme der Lungenanlage nicht gleichen Schritt hält, wird der Bronchus bezw. der primitive Lungensack genötigt, nach Erlangung einer gewissen Grösse, mit seinem Längenzuwachs in einer Richtung fortzufahren, welche mehr parellel mit der Mittellinie des Embryo geht. Zufolge dessen erhält das kaudale Ende der Lungenanlage bei ihrer fortgesetzten Zunahme eine relative Abweichung nach der Mittellinie. Hierin liegt wohl die Erklärung des bogenförmigen Aussehens mit dorso-lateralwärts gekehrter Konvexität, welches die entodermale Anlage des Bronchus und der Lunge bei dem jüngeren Cnemidophorusembryo zeigt (Fig. 7 Taf. 20). Wenn dann der primitive Lungensack hauptsächlich durch Erweiterung und Vergrösserung seiner lateralen Wand im Umfang zunimmt, wie oben gezeigt worden ist, wird seine mediale Wand und mit ihr das kaudale Ende des Bronchus nach der Mittellinie verschoben, und dadurch wird natürlich die Divergenz zwischen den Bronchien geringer.

Die entodermale Lungenanlage besteht also in dem Stadium der Entwickelung, wohin wir derselben gefolgt sind: 1. aus einer langen, engen Trachea, von deren kranialem Ende, beim Übergang in den Darm, der eigentümliche, schon oben erwähnte Stachel, der nun sein Lumen verloren hat, noch weiter als vorher vorspringt, 2. aus zwei unter ziemlich spitzem Winkel von der Trachea ausgehenden und etwas dorsal verlaufenden, ebenfalls engen Bronchien und 3. im Anschluss an diesen aus zwei verhältnismässig geräumigen primitiven Lungensäcken (Fig. 8, Taf. 20). Eine Vergrösserung oder Komplizierung von deren innerer Fläche in Form von ausbuchtenden Blasen bezw. einspringenden Falten ist noch nicht zu stande gekommen.

Das Epithel der Trachea und der Bronchien ist ein einschichtiges, hohes Cylinderepithel, etwas niedriger als bei jüngeren Stadien. Der kraniale Teil des primitiven Lungensackes ist dagegen von einem niedrigen, einschichtigen Cylinderepithel (fast kubisch) bekleidet, welches in kaudaler Richtung allmählich in der Höhe zunimmt, so dass das kaudale Ende des Lungensackes wieder dasselbe hohe Cylinderepithel wie die Trachea und die Bronchien besitzt. Die kubischen Zellen sind etwas breiter als die Cylinderzellen. Die Kerne liegen an der vom Lumen abgewendeten Seite. Die Veränderung, welche das Epithel des primitiven Lungensackes so allmählich erleidet, ist offenbar eine mitwirkende Ursache oder eine Folge der Hand in Hand damit gehenden Erweiterung des Epithelrohres.

Über die mesodermale Anlage ist nicht viel zu sagen. Trachea und Darm werden fortfahrend von einer gemeinsamen Bindegewebsschicht umschlossen, welches keine Differenzierung zeigt. Die mesodermale Lungenanlage richtet sich in der Form nach der entodermalen, bildet also zwei in die Körperhöhle ausbuchtende ovale Anschwellungen auf beiden Seiten des Darmes.

Von diesem sind sie, wie Broman (1904) beschrieben, durch je einen Rezess geschieden, und kaudalwärts setzen sie sich ein Stück in je ein Ligament fort, welches nach Broman möglicherweise als vorher gebildete mesodermale, von der entodermalen noch nicht in Anspruch genommene Lungenanlage aufzufassen ist. Die Dicke der mesodermalen Wand ist im Verhältnis zum Lumen des Lungensackes kleiner als in jüngeren Stadien. Das Bindegewebe wächst also, wie auch von Fanny Moser angedeutet worden ist, weniger schnell als die gesamte Lunge.

Die Gefässe sind noch sehr klein. Die Lungenarterien, welche von den letzten Aortabogen ausgehen, gerade wenn diese auf ihrem Wege zur Aorta descendens die Trachea auf der Grenze zwischen dem mittelsten und kaudalen Drittel kreuzen, gehen je eine auf jeder Seite von der Trachea und dem Bronchus in einiger Entfernung von und parallel mit ihnen, um sich auf die latero-dorsale Seite des primitiven Lungensackes zu legen. Bereits im kranialen Teile des primitiven Lungensackes werden sie so unbedeutend, dass sie nicht weiter mit Sicherheit verfolgt werden können. Dasselbe gilt von den Venen. Auf der ventralen Seite der Bronchien sieht man indes Querschnitte von Gefässen, welche ohne Zweifel Venen sind.

Wenn die Lunge das eben beschriebene Stadium erreicht hat, tritt eine wichtige Veränderung in ihrer Entwickelung ein. Der bisher glattwandige, einfache Lungensack beginnt Anzeichen von einem komplizierteren Bau zu zeigen.

Die Veränderung nimmt im kranialen Teil des Lungensackes ihren Anfang und tritt erst in der Form eines hohlen, warzenartigen Zapfens zum Vorschein, der von dem kranialen Ende des primitiven Lungensackes herausspringt, dorso-lateralwärts von der Einmündungsstelle des Bronchus. Der Zapfen hat das Aussehen einer in der Embryologie der Säugetier- und

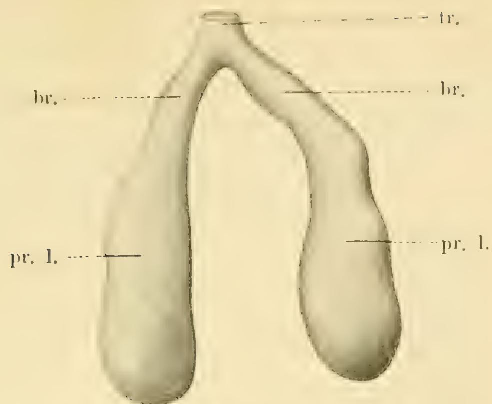


Fig. 7.

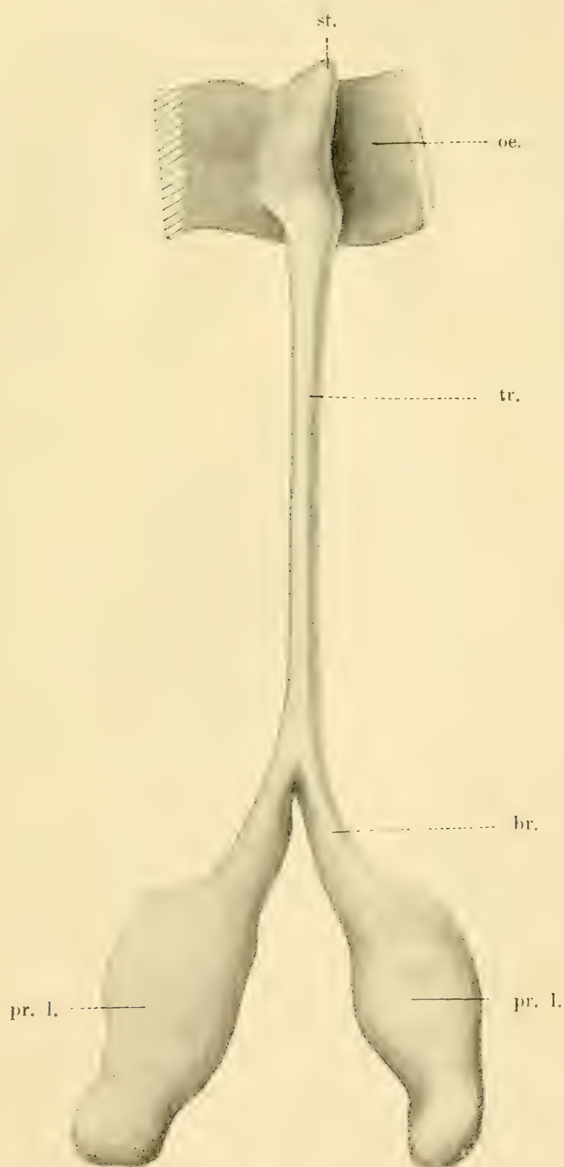


Fig. 8.

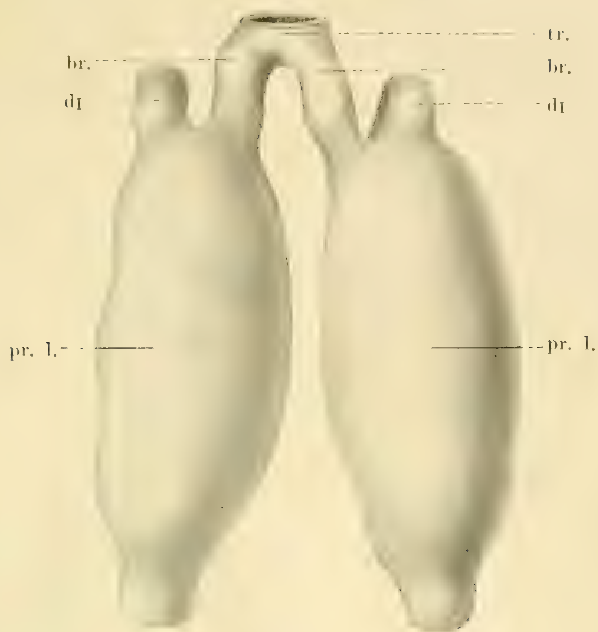


Fig. 9.

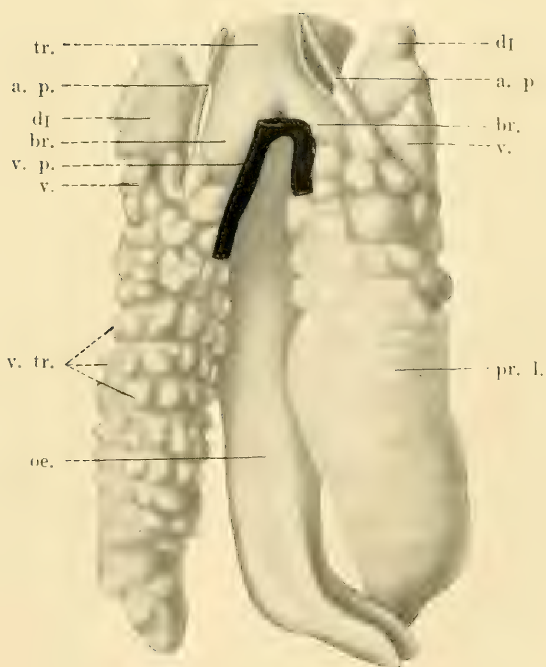


Fig. 10.

Vogellunge sogen. Knospe, und ist als die erste Anlage eines Seitenbronchus zu betrachten (Fig. 9 Taf. 21).

Der primitive Lungensack ist spindelförmig und endigt kaudal mit einem ziemlich zugespitzten Ende (nicht mit einer blasenartigen Anschwellung). Er ist mit kubischem Epithel ausgekleidet, ausgenommen jedoch die kaudale Spitze, welche ebenso wie der herausspringende Zapfen ein recht hohes Cylinderepithel hat.

Das Verhalten der Lungenarterie zu dem herausspringenden Zapfen scheint bei verschiedenen Arten etwas ungleich zu sein. Bei Tarentola geht die Arterie auf der lateralen Seite von demselben, bei Anguis auf der medialen hin. Bei Cnemidophorus teilt sich die Arterie in dieser Gegend in zwei Zweige, von denen der eine lateral, der andere medial von der in Frage stehenden Bildung geht. Der mediale Zweig ist etwas kräftiger als der andere und dürfte daher als der Hauptstamm zu betrachten sein.

Nach der Entstehung des oben erwähnten ersten Zapfens bezw. Blase kommen in rascher Folge eine ganze Menge solche zur Ausbildung. Auf dem nächstfolgenden von mir rekonstruierten Stadium (von einem 8,5 mm langen Tarentola-Embryo) ist der ganze rechte primitive Lungensack, der auf Querschnitten eine ovale Form hat, und dessen kaudales Ende sich langsam zu einer ziemlich stumpfen Spitze verschmälert, ringsum gleichsam übersät von ihnen (Fig. 10 Taf. 21 und 11 Taf. 22).

Die erste Blase, welche bereits im vorhergehenden Stadium angelegt war, ist zu einem grossen, länglich runden Sack angewachsen, der durch eine weite Kommunikation mit dem primitiven Lungensack in Verbindung steht (Fig. 10 u. 11, d1). Indes bildet er keine unmittelbare Fortsetzung desselben in kranialer Richtung, sondern sitzt gleichsam auf einem sehr kurzen, ziemlich dicken Stiel auf der dorsalen Seite des Lungensackes, bei dessen

Übergang in den Bronchus. In seinem kaudalen Teil, also am Stiele, zeigt er einige Ausbuchtungen bezw. Einbuchtungen der Wand, ganz so wie der primitive Lungensack, während der kraniale Teil noch schlichtwandig ist. Durch die Entstehung und den Zuwachs dieser Blase erhält die Lunge eine kraniale Spitze, welche den vorderen Teil der Körperhöhle einnimmt.

Von den übrigen Blasen, welche bei dem primitiven Lungensack oder Stammbronchus, wie er auch genannt werden kann, anzutreffen sind, nehmen einige auf der dorsalen Seite wegen ihrer bedeutenden Grösse im Verhältnis zur Mehrzahl der übrigen Blasen besonders die Aufmerksamkeit in Anspruch. Sie folgen in einer längs der Dorsalseite des Stammbronchus laufenden Reihe aufeinander und zwar in ziemlich regelmässiger Entfernung voneinander (Fig. 11, dI, dII etc.).

Das eben beschriebene geräumige, sackartige Gebilde, welches von dem kranialen Ende des primitiven Lungensackes ausgeht, bildet die erste Blase in dieser Reihe, und dann folgen in der rechten Lunge dreizehn andere, welche im allgemeinen kleiner sind, je mehr kaudalwärts sie sitzen. Indes erfolgt die Grössenabnahme nicht kontinuierlich von der einen Blase zur anderen. So z. B. ist die siebente etwas grösser als die nächste, mehr kranialwärts sitzende. Alle zusammen gleichen sie der ersten schon beschriebenen, sind aber bedeutend kleiner. Sie bilden so kleine, rundliche, in kaudo-kranialer Richtung etwas ausgezogene, kolbenartige Säcke. Die kranialsten von ihnen zeigen wiederum bereits herausspringende Zapfen bezw. einspringende Falten gleich nach Abgang von dem primitiven Lungensacke, und zwar in der Regel einen Zapfen auf jeder Seite.

Die übrigen kleineren Blasen, welche die ganze übrige Fläche des primitiven Lungensackes bekleiden, sind auch nicht regellos umhergestreut. Sie sitzen nämlich in transversalen Reihen, welche rings um den Lungensack laufen, und machen so den Eindruck von einer Art Segmentierung desselben (Figg. 10 und

11, v. tr.). Die Segmentierung ist in der mittleren Partie der Lunge am deutlichsten ausgeprägt. Die transversalen Reihen alternieren im grossen und ganzen mit den grossen dorsalen Blasen, so dass eine solche Reihe dem Zwischenraum zwischen zwei Blasen entspricht. Indes ist diese Alternation nicht besonders deutlich. Viele der Blasen zeigen eine Tendenz zur Teilung in zwei kleinere, gleich oder ungleich grosse Tochterblasen.

Im kranialen Teile der Lunge giebt es auf der ventralen Seite zwei bis drei Blasen, die, was Form und Grösse betrifft, mit den grösseren dorsalen verglichen werden können (Fig. 10, v.).

Die linke Lunge ist in der Knospen-Entwickelung etwas zurück. Die dorsale Reihe von grossen Blasen, deren hier noch nur elf sind, hat sie wie die rechte Lunge (Fig. 11, Taf. 22). Übrigens zeigt die linke Lunge auf diesem Stadium Blasen nur in ihrem kranialen Drittel (Fig. 10, Taf. 21). Die Blasen unterscheiden sich von denen der rechten Lunge nur hinsichtlich der Grösse, indem die Blasen der linken Lunge die der rechten recht ansehnlich an Umfang übertreffen. Dieser Unterschied dürfte mit der Grössendifferenz zusammenhängen, welche bei den beiden Lungen überhaupt beobachtet wird. Die linke Lunge ist nämlich viel weiter als die rechte, was möglicherweise darauf beruhen kann, dass in dieser Lunge ein stärkerer innerer Druck herrschte als in der rechten. Man muss nämlich wohl annehmen, dass die im grösseren Teile ihres Umkreises freien und schon in diesem Stadium dünnwandigen Lungen, welche trotz ihrer Isolierung und ihrer dünnen Wände stets ausgespannt befunden werden, durch eine in centrifugaler Richtung wirkende Kraft daran verhindert werden, zusammenzufallen. Diese Kraft dürfte teilweise in der wasserähnlichen Flüssigkeit zu suchen sein, mit welcher die Lungen, wie Rathke u. a. angegeben, während der Fötalzeit ohne Zweifel gefüllt sind. Man darf wohl annehmen, dass die Flüssigkeit von

den das Lungenlumen auskleidenden Epithelzellen sezerniert wird. Wenn nun die Sekretion in diesem Falle aus irgend einer Veranlassung in der linken Lunge lebhafter erfolgt ist als in der rechten, so wird natürlich der in der erstgenannten Lunge vorherrschende Druck kräftiger, und es ist wohl nicht undenkbar, dass gerade unter dem Einfluss dieser höheren inneren Spannung die linke Lunge mit den von ihr ausspringenden Blasen ihren voluminösen Umfang erhalten hat.

Die Trachea hat vorn beim Übergang in den Darm ihr Lumen verloren und bildet dort eine von Seite zu Seite zusammengedrückte Epithelscheibe. Kaudal davon bildet sie ein hohles Rohr, dessen ovaler Querschnitt in seiner kranialen Hälfte den längsten Durchmesser im Sagittalplane, in seiner kaudalen im Frontalplane hat. Dessen Lumen nimmt vom kranialen zum kaudalen Ende an Weite zu, und Hand in Hand damit nimmt das Epithel in der Höhe ab, so dass es — während es im kranialen Teil aus einschichtigem, niedrigem Cylinderepithel gebildet wird — in dem kaudalen aus einfachem, kubischem besteht. Dieses Epithel setzt sich in die weiten Bronchien und in den primitiven Lungensack fort, wo es noch niedriger wird. Das Epithel im Fundus der ausbuchtenden Blasen ist in Mehrzahl derselben etwas höher als auf der zwischen ihnen liegenden Falten. Der Höhenunterschied ist indes nicht besonders gross.

In der mesodermalen Anlage ist glatte Muskulatur angelegt worden. Sie wird in den Scheidewänden zwischen den Blasen angetroffen und zwar besonders reichlich angehäuft in den Wänden zwischen den transversalen Reihen der oben erwähnten kleinen Blasen.

Nach der Entstehung der eben beschriebenen auf dem primitiven Lungensacke oder dem Stammbronchus sitzenden Blasen fährt die Komplikation der inneren Fläche der Lunge auf dem eingeschlagenen Wege fort. In dem nächsten von mir rekonstruierten Stadium (9 mm langer Tarentola-Embryo) haben

die Lungen bereits einen recht komplizierten Bau erhalten. Ihre äussere Form haben sie im grossen und ganzen beibehalten, haben aber an Umfang zugenommen. Auch jede einzelne Blase ist grösser und tiefer geworden. Besonders sind die Blasen der dorsalen Reihe vergrössert und zwar hauptsächlich in bronchifugaler Richtung, wodurch sie zu dicken, von Seite zu Seite etwas zusammengedrückten Röhren verwandelt sind, die an ihrem Ende in zwei oder mehrere sehr kurze Zweige geteilt sind und gleichzeitig sekundäre Blasen nach den Seiten entsenden (Fig. 13, d_{III}, Taf. 23). Diese letzteren sind im allgemeinen länger, mehr rohrförmig ausgezogen, je näher sie an der Basis des Mutterstammes sitzen, und die längsten von ihnen, d. h. diejenigen, welche sofort abgehen, nachdem die Mutterblase den Stammbronchus verlassen hat, sind ihrerseits mit kleineren Nebenblasen versehen. Am deutlichsten ist dies an der lateralen Seite zu sehen (Fig. 13, s. k.) Nachdem sie anfänglich rundliche Säcke mit keinen oder nur wenigen, kleineren Ausbuchtungen bezw. Einbuchtungen gebildet haben, sind die dorsalen Blasen also zu in dorso-ventraler Richtung ausgezogenen Gängen verwandelt worden, die seitwärts hohle Zapfen aussenden, welche die Form von entweder kleinen Röhren oder seichten Blasen zeigen, je nachdem sie näher oder weiter vom Stammbronchus sitzen. Die im vorhergehenden Stadium noch einfache Blase ist so zu einem ganzen System kurzer Gänge und kleinerer Blasen umgewandelt, deren zusammengelegter Umfang den der primären einheitlichen Blase an Grösse bedeutend übertrifft.

Auch die im vorhergehenden Stadium kleinen, in transversalen Reihen sitzenden Blasen sind grösser und tiefer geworden und haben sich in Haupt- und Nebenblasen geteilt (Fig. 13, v.).

Das Epithel hat noch mehr an Höhe abgenommen. Ein Unterschied zwischen den den Blasengrund bekleidenden und den die übrigen Teile der Lungenwand bedeckenden Epithelzellen kann kaum bemerkt werden. Etwas, aber unbedeutend, höher sind wohl die Zellen im Fundus einiger Blasen.

Die glatte Muskulatur hat sich weiter vermehrt. Bündel von glatten Muskelzellen werden in den freien Rändern der am weitesten hineinreichenden Falten bemerkt. Übrigens hat das Bindegewebe im Verhältnis zum Volum der Lunge an Menge abgenommen; die Aussenwände der Lunge sind relativ bedeutend dünner geworden.

In der völlig entwickelten Lunge bei Tarentola verläuft nach Meckel „von der Eintrittsstelle der Luftröhre in der Richtung derselben an der äussern (d. h. dorsalen) Seitenwand der Lunge . . . eine einfache Reihe dicht stehender Zellen (= Blasen), welche sich ungefähr 15 an der Zahl, durch ihre Grösse leicht von den übrigen, die ganze innere Fläche der Lunge ungleich machenden gewöhnlichen unterscheiden", also ein Bau, welcher völlig mit demjenigen übereinstimmt, der in der ältesten von mir untersuchten embryonalen Tarentolalunge anzutreffen ist.

Nach Milani fehlen extrapulmonale Bronchien bei dem vollständig entwickelten Tiere (Tarentola). Da im Embryonalstadium solche deutlich vorhanden sind, bedeutet deren Verschwinden eine sekundäre Veränderung. Diese kommt wohl dadurch zu stande, dass die Bronchien nur in der Breite weiter wachsen, nicht aber in der Länge. Während nämlich der Bronchus des 9 mm langen Embryos den Bronchus des 6 mm grossen Embryos viele Male in der Weite übertraf, erwies sich die Länge in beiden Fällen ungefähr gleich gross. Auf diese Weise wird der Bronchus während der Entwickelung zu einer weiten Öffnung zwischen der Trachea und dem Lungensack umgewandelt.

Nach dieser Darstellung der Veränderungen, welche die Lunge während ihrer Entwickelung erleidet, komme ich zu der in der Einleitung erwähnten Prinzipfrage zurück, ob nämlich die in älteren Stadien vorkommenden, blasenförmigen Ausbuchtungen durch eine Ausstülpung entsprechender Partien der ursprünglich glatten Lungensackwand zu stande gekommen sind, oder ob sie einem Hineinwachsen zwischenliegender Teile ihr Exi-

stenz zu verdanken haben. Während alle ältere Forscher die letztere Alternative angenommen haben, erklärte wie erwähnt Fanny Moser (1902), dass die innere Fläche der Lunge auch bei Amphibien und Reptilien nach dem Sprossenbildungsprinzip vergrössert wird.

Fanny Moser hat nur Schnitte studiert und sich dabei bloss an die strukturellen Eigentümlichkeiten gehalten. Ihre Beweisführung ist kurz folgende: Das Epithel im Fundus der blasenförmigen Ausbuchtungen, welche man auf Schnitten von z. B. einer embryonalen Anguis-Lunge von dem centralen Luftraum (= primitiven Lungensacke) ausgehen sieht, ist bedeutend höher als auf anderen Stellen und das Bindegewebe ringsherum dichter, dessen Kerne abgeplattet, parallel mit dem Boden der Blase. Dies zeigt, dass die Blase durch eine Ausstülpung der Epithelwand mit gleichzeitiger Zusammenpressung des ausserhalb befindlichen Bindegewebes entstanden ist. Die Zellen im Fundus haben zufolge des engen Raumes Cylinderform angenommen. Dieses wieder ist eine Folge des Widerstandes von seiten des Bindegewebes. Wenn es sich dagegen um eine Septabildung handelte, verursacht durch Proliferation des Bindegewebes, so müsste dieses in den Septa am dichtesten sein. Das aber ist nie der Fall.

Dagegen liesse sich folgendes einwenden:

Auch wenn man, wie Fanny Moser gethan, von der Annahme ausgeht, dass es bei einem eventuellen Faltenbildungsprozess das Bindegewebe ist, welches die Initiative zur Entstehung der Falte ergreift (was doch des Beweises bedarf), braucht keineswegs der Umstand, dass das Bindegewebe nicht in den Septa selbst die grösste Dichte zeigt, notwendigerweise zu beweisen, dass die Lunge (ausser durch Sprossenbildung) nicht auch durch Faltenbildung kompliziert wird. Denn wenn die Sprossenbildung äusserst schnell erfolgt, kann das Bindegewebe sehr wohl peripher von den hervorwachsenden Sprossen einer

so grossen Verdichtung ausgesetzt werden, dass diese die in den Septa gleichzeitig erfolgende Bindegewebsvermehrung mehr als deckt. Die Septa können also in centraler Richtung verlängert werden, ohne dass das Bindegewebe in den sich einschiebenden Falten am dichtesten wird.

Ausserdem habe ich das Bindegewebe an vielen Stellen in den Septa mindestens ebenso dicht wie um die Sprossen gesehen.

Warum aber sollte, wenn es sich um einen Faltenbildungsprozess handelte, das Bindegewebe notwendig den Impuls zum Hineinwachsen geben? Warum nicht ebenso gut das Epithel? Wenn die Zellen auf einem begrenzten Gebiete einer Epithelmembran durch häufige Zweiteilung schnell an Anzahl zunehmen, beruht wohl auf den Druckverhältnissen auf beiden Seiten von der Epithelmembran, nach welcher Richtung eine Ausbuchtung zu stande kommt. In dem Falle, um den es sich hier handelt, liegt in der Krümmung der Epithelmembran, in ihrer bronchifugalen Konvexität, ein prädisponierendes Moment für eine peripherische Ausstülpung; wenn aber der Druck auf der Aussenseite von dem Epithel um so viel grösser ist als der Druck auf der Innenseite, dass dieses Moment dadurch überkompensiert wird, so wird wohl die Folge der Zellenproliferation eine centripetale Einstülpung, ein Septum. Wenn nun (unter der Voraussetzung, dass die Unebenheiten auf der Innenseite des Lungensackes durch einen Faltenbildungsprozess entstanden sind) der Impuls zur Faltenbildung vom Epithel ausgeht, braucht man ja keine Verdichtung des Bindegewebes in den Septa zu deren Hineinwachsen zu verlangen. Im Gegenteil, wenn das Bindegewebe nicht in derselben Proportion zunimmt, wie die Epithelzellen proliferieren, muss es gegenüber der Epitheleinbuchtungen verdünnt werden, wobei das Bindegewebe ausserhalb der Blasen das Aussehen erhält, verdichtet worden zu sein. Dass die Bindgewebskerne längs des Epithels abgeplattet liegen, wäre dann möglicherweise so zu erklären, dass das in Falten-

form hineinwachsende Epithel das Bindegewebe, welches in seinem Wachstum mit jenem nicht gleichen Schritt zu halten vermag, nach sich zieht, wodurch das Bindegewebe gleichsam über der zwischen zwei Falten zurückbleibenden Epithelblase zu reiten kommt und so eine konzentrierte Lagerung um deren Fundus erhält. Was endlich die Entstehung des hohen Epithels betrifft, kann vielleicht auch in diesem Fall in dem fehlenden Raum eine Erklärung liegen. Die Zellen in dem Boden der Blasen vermehren sich wohl auch, obgleich die Zellenproliferation dort nicht so schnell erfolgt wie auf dem Gipfel der Falte. Zufolgedessen, dass das Bindegewebe aus vorher genanntem Grunde gegen den Fundus der Blase gepresst wird, wird wohl der Raum für die neugebildeten Zellen hier zu eng und die Zellen werden genötigt, Cylinderform anzunehmen.

Übrigens aber zeigen bei den Embryonen niederer Reptilien, die ich untersucht habe, die Zellen häufig ungefähr dieselbe Höhe auf den Rändern der einbuchtenden Falten wie in dem Fundus der ausspringenden Blasen.

Ich gebe zu, dass Fanny Mosers Erklärung der auf Schnitten von ihr beobachteten Strukturverhältnisse befriedigender erscheinen kann als obenstehende Deutung. Ich habe nur zeigen wollen, dass die Momente, auf welche sie sich gestützt hat, zweideutig sind, und dass ihre Beweise sonach unzureichend sind.

Obgleich ich also die von Fanny Moser gegen eine eventuelle Septabildung aufgestellten Gründe nicht anders als höchstens ziemlich gute Wahrscheinlichkeitsbeweise bezeichnen kann, teile ich doch völlig ihre Ansicht, dass ein in centrifugaler Richtung fortschreitender Sprossenbildungsprozess auch bei Reptilien den Weg zur allmählichen Vervollkommnung der Lunge bildet. Ich habe nämlich bei sowohl niederen wie höheren Reptilien für diese Auffassung kräftigere Stützen als die, Fanny Moser gegeben, gesucht und, wie ich glaube, solche auch gefunden.

Dass der erste Schritt, den die Lunge zur Komplizierung

ihrer inneren Fläche that, zur Entstehung eines von der Dorsalseite des kranialen Endes des Stammbronchus ausgehenden hohlen Zapfens führt, wie Fig. 9, d^I, Taf. 21 zeigt, ist bereits erwähnt worden. Schwerlich wird wohl jemand meinen, dass dieses rohrförmige Gebilde durch eine Art Hineinwachsen von Bindegewebssepta in das Innere der Lunge entstanden sein sollte. Ebensowohl könnte man dann behaupten, dass die von dem Stammbronchus der embryonalen Säugetierlunge herausspringenden Sprossen durch einen Faltenbildungsprozess entstanden seien, was wohl aber noch niemand behauptet hat und auch nicht behaupten wird. Es ist vielmehr dieser erste hohle Zapfen ohne Zweifel nach dem Prinzip der Knospenbildung angelegt und weiter gewachsen und ist also eine Knospe, völlig gleich den entsprechenden Bildungen in der Säugetierlunge.

Ferner kann man wohl annehmen, dass das Prinzip, welches der Entstehung und fortgesetzten Weiterbildung der ersten Blase zu Grunde liegt, sich auch in Bezug auf die Entwickelung der übrigen Blasen geltend macht. Ein Blick auf Fig. 10, Taf. 21 u. 11, Taf. 22 scheint mir auch darzuthun, dass es sich hier um herauswachsende Sprossen und nicht um hineinwachsende Falten handelt. Was besonders die grossen Blasen in der mehrfach erwähnten dorsalen Reihe betrifft, scheint mir ihre Form, ihr ganzes Aussehen und die Weise, wie sie mit dem Stammbronchus zusammenhängen, den Gedanken an einen Septabildungsprozess fast gänzlich auszuschliessen. Denn ebenso einfach, wie es sich zu denken ist, wie diese unregelmässig gerundeten, kolbenähnlichen Blasen durch ebenso viele Ausstülpungen der Epithelwand gebildet sein können, ebenso unnatürlich erscheint mir die Vorstellung, dass eine in centripetaler Richtung fortgehende Septabildung zu deren Entstehung geführt haben sollte. Zieht man endlich die auffallende Ähnlichkeit zwischen der ersten Blase, von der ohne Zweifel behauptet werden kann, dass sie als Spross angelegt wird, und diesen übrigen, kaudal von dem

ersten folgenden, in Betracht, dürfte, da nur ein Grössenunterschied bemerkt werden kann, wie mir scheinen will, kein Zweifel mehr obwalten, dass diese dorsalen Blasen wirklich Sprossen sind, gebildet durch eine hernieartige Ausstülpung der Wand des primitiven Lungensackes.

Betreffend die übrigen kleinen Blasen, welche rings um den primitiven Lungensack sitzen, ist es natürlich nicht unmöglich, dass sie auf die Weise gebildet sein können, dass zwischenliegende Teile der Wand central in die Lunge gewachsen sind. Einfacher ist jedoch unbestritten die Entstehungsweise, dass sie durch centrifugales Herauswachsen entsprechender Wandpartien gebildet worden sind. Darum und weil die grossen dorsalen Blasen, wie man ja mit ziemlich grosser Sicherheit annehmen kann, durch einen centrifugalen Sprossenbildungsprozess entstanden sind, giebt es wohl keinen Grund, die Entstehung dieser kleinen Blasen auf ein Prinzip zu basieren, welches dem für die ersteren geltenden so ganz diametral entgegengesetzt ist, und welches obendrein durchaus nicht einfacher, sondern im Gegenteil unnatürlicher erscheinen muss. Da es andererseits keinen einzigen Umstand giebt (von einer unbewiesenen Hypothese abgesehen, die nur darin eine Stütze hat, dass sie sozusagen eine alte Tradition geworden ist), der dafür spricht, dass die Entstehung der Blasen mit einem Faltenbildungsprozess in Verbindung steht, dürfte man nicht fehlgreifen, wenn man behauptet, dass alle diese Blasen, die kleinen sowohl wie die grossen, auf dieselbe Weise entstanden sind, wie die in der Säugetierlunge vorkommenden Sprossen, und also mit dem Namen „Sprossen“ oder „Knospen“ belegt werden können.

Wie also das erste Auftreten der Blasen mit recht grosser Sicherheit auf einen seinem Wesen nach centrifugal verlaufenden Sprossungsprozess gegründet werden kann, so folgt auch deren fortgesetztes Weiterwachsen und Komplizierung sehr wahrscheinlich demselben Prinzip.

Die Blasen sind, wie bereits erwähnt, in der älteren embryonalen Tarentolalunge (9 mm Embryo) erwiesenermassen tiefer als in der jüngeren (8,5 mm Embryo) (vgl. Fig. 11 u. Fig. 13). Diese Vertiefung kann ja entweder dadurch zu stande gekommen sein, dass die Ränder der die Blasen abgrenzenden Falten dem Centrum der Lunge näher gerückt sind, oder dass der Fundus der Blasen in centrifugaler Richtung verrückt worden ist, oder durch Zusammenwirken dieser beiden Prozessen. Wenn der erstere Prozess in irgendwelchem Masse zur Vergrösserung der Blasen beiträgt, muss dies wohl eine Verminderung der Querschnittfläche central von den in den Stammbronchus am weitesten hineinspringenden Scheidewänden zur Folge haben. Demnach muss in zwei naheliegenden embryonalen Stadien, wo die innere Fläche der Lunge ihre definitive Komplikation noch nicht erreicht hat, die in Frage stehende Querschnittfläche in dem jüngeren Stadium eine grössere Ausdehnung haben als im älteren. Die aber hat sie nicht. Im Gegenteil, in der älteren Lunge besitzt diese Fläche einen nicht unbedeutend grösseren Umfang als in der jüngeren. Dass die im jüngeren Stadium blasenförmigen Sprossen in dem älteren eine ausgezogene, röhrenartige Form erhalten haben, kann nicht gut auf etwas anderem beruhen, als dass der Fundus der Blasen in peripherer Richtung verrückt worden ist, während die Ränder der Zwischenwände relativ fixe Punkte gebildet oder, wenn sie etwa verrückt worden sind, sich jedenfalls nicht dem Centrum der Lunge genähert haben. Denn die Möglichkeit, dass die oben genannte Fläche in den dazwischen liegenden, nicht zur Verfügung stehenden Stadien einen grösseren Umfang gehabt haben sollte als bei den untersuchten, ist, glaube ich, nicht vorauszusetzen.

Was hier über die Weise der Entstehung und Vergrösserung der grösseren vom Stammbronchus selbst ausgehenden Blasen gesagt worden ist, hat auch seine Anwendung auf die kleinen Blasen oder Gänge, welche die Fläche der ersteren bekleiden.

Ein Vergleich zwischen einer der dorsalen Blasen in der jüngeren Lunge mit der entsprechenden Bildung in der älteren giebt am leichtesten einen Einblick in den Verlauf der Entwickelung. (Vergl. Fig. 11, d III, Taf. 22 mit Fig. 13, d III, Taf. 23.) Dass die auf der letzteren Blase vorkommenden, mehr oder weniger in die Länge gezogenen, hohlen Zapfen durch ein von der Peripherie der Blase erfolgendes Hineinwachsen von Bindegewebssepta zu stande gekommen sind, muss wohl als mehr als unwahrscheinlich bezeichnet werden. Denn da der Umkreis der älteren Blase oder richtiger Ganges innerhalb dieser Septa mindestens ebenso gross ist, wie der Umkreis der entsprechenden jüngeren Blase, setzt eine solche Annahme das Vorhandensein eines dazwischen liegenden Stadiums voraus, welches die Blase nur enorm vergrössert, aber noch nicht mit sich einschiebenden Leisten versehen zeigt. Und ein solches Stadium dürfte es nicht geben, wenn man bedenkt, wie gering der Altersunterschied zwischen den zwei Embryonen sein muss, von deren Lungen hier die Rede ist.

Gegen Obiges liesse sich einwenden, dass, wenn sich die ältere Lunge unter einem stärkeren inneren Druck befunden hätte als die jüngere, wenn sie also mehr ausgespannt gewesen wäre als diese, oder wenn die ganze Lungenanlage wegen des allgemeinen Wachstumes der Wände in ihrem Umkreis stark zugenommen hätte, so braucht der Umstand, dass das centrale Lumen der Lunge während der geschehenden Komplizierung nicht eingeengt worden ist, keineswegs zu beweisen, dass nicht die Ränder der in Frage stehenden Bindegewebssepta während der Entwickelung in der Richtung nach dem Centrum der Lunge verlängert worden sein können, da ein solcher centripetaler Zuwachs unter solchen Umständen von einer schnelleren centrifugalen Platzveränderung der Falten in toto verdeckt werden könnte.

In solchem Falle aber würden wohl die Falten an ihren centralen Rändern Wachstumszentra haben. Die Struktur dieser

Ränder lässt indes kaum vermuten, dass dort spezielle Zuwachspunkte anzutreffen sind. In Übereinstimmung mit dem oben Gesagten scheint mir daher die Tiefenzunahme, welche die Blasen bezw. Falten bei einem Vergleich zwischen einem älteren und einem jüngeren Stadium zeigen, am wahrscheinlichsten dadurch zu stande gekommen zu sein, dass der Blasenfundus schneller in peripherer Richtung verschoben worden ist als die Ränder der dazwischen liegenden Falten, welche (auch die centrifugal) langsam versetzt worden sind oder an gewissen Stellen vielleicht geradezu fixe Punkte gebildet haben. Auf keine Fälle vermindert sich im Laufe der embryonalen Entwickelung die Entfernung zwischen dem Lungencentrum und den in Rede stehenden Septarändern.

Endlich ist noch ein Umstand zu erwähnen, welcher zu Gunsten der Lehre von der Komplikation durch Sprossenbildung spricht. Auf zwei dicht aneinander sitzenden grösseren Primärblasen (die erste dorsale und die gegenüberliegende ventrale bei 9 mm Tarentola) zeigen sich die Nebenblasen bezw. -Falten bedeutend niedriger an den Seiten, welche gegeneinander gepresst liegen, als auf deren übrigen Fläche. Nimmt man an, dass die Blasen durch eine Ausstülpung der Epithelwand und nachfolgenden centrifugalen Zuwachs gebildet werden, so wird deren geringe Grösse auf genannter Stelle leicht als eine Folge des engen Raumes erklärt. Wäre die Lunge dagegen nur durch einen centripetalen Septabildungsprozess kompliziert, so gäbe es ja kein Hindernis für die Falten, auf der in Frage stehenden Seite dieselbe Höhe zu erreichen wie auf den übrigen Seiten, und eine Erklärung der gemachten Beobachtung dürfte unter solchen Umständen nicht ebenso leicht zu geben sein.

Einen schlagenden, streng logischen Beweis, dass die im Vorstehenden unter dem Namen „Blasen“ oder besser „Knospen“ erwähnten Gebilde durch Ausstülpung der Epithelwand entstanden sind, kann indessen das mir zu Gebote stehende Eidechsenmaterial

nicht liefern. Die Schwierigkeit, hinsichtlich der niederen Reptilienlungen eine solche zu finden, liegt in der grossen Weite, die der Stammbronchus bei diesen im Verhältnis zu den herausspringenden Sprossen hat. Da man aber, wie aus dem Obigen hervorgeht, bei dem Versuch, mit Hilfe der Septatheorie ein älteres Stadium von einem jüngeren herzuleiten, auf lauter Schwierigkeiten stösst, während sich eine solche Herleitung auf Grund der Sprossenbildungshypothese leicht und einfach machen lässt, dürfte die Annahme berechtigt sein, dass auch bei niederen Reptilien die innere Fläche der Lunge durch einen centrifugal fortschreitenden Sprossenbildungsprozess vergrössert wird. Sollten die oben angegebenen Gründe nicht im stande sein, davon zu überzeugen, dass es sich wirklich so verhält, so werden doch ganz gewiss die Beschreibung und die Bilder, welche im folgenden von den Schildkrötenlungen in verschiedenen Stadien gegeben werden, allen Zweifel heben.

Es handelt sich also nach meinem Dafürhalten auch in der Eidechsenlunge um Knospen oder Sprossen. Von den auf dem Stammbronchus sitzenden werden wenigstens die ersten durch Ausstülpungen von den Seiten des Stammbronchus gebildet, während dessen kaudales Ende ungeteilt weiter wächst, also eine monopodische Anlegungsweise (Fig. 9 u. 10, Taf. 21). Zuletzt kommen doch Sprossen auch am Ende selbst heraus, letzteres teilt sich in zwei (oder mehrere kleinere) Abteilungen: folglich diko- bezw. polytomische Verzweigung (Fig. 11, st. k. u. dXI, Taf. 22). Ein ähnliches Verhalten zeigt jede der grossen dorsalen Bronchusanlagen, die bei Tarentola anzutreffen sind. Anfangs wachsen diese mit ihren Enden ungeteilt und senden sekundäre Knospen von den Seiten aus. Nachdem die Entwickelung zu einem gewissen Punkt fortgeschritten ist, spalten sie sich an den Enden (Fig. 13, dIII, Taf. 23).

Was die Ordnung anbelangt, in welcher die auf dem Stammbronchus sitzenden, monopodisch angelegten Sprossen sichtbar

werden, so bot das Material, welches mir zur Verfügung gestanden hat, nicht hinreichend dicht aufeinander folgende Stadien, um diese im Detail mit Sicherheit bestimmen zu können. Gewiss ist doch, dass der erste dorsale Spross, welcher in die kraniale Spitze der Lunge hinaufreicht, vor allen anderen angelegt wird. Erst nachdem dieser in recht erheblichem Grade herausgewachsen ist, folgen andere und zwar erst im kranialen Teil der Lunge. Dabei scheinen mehrere von ihnen gleichzeitig oder wenigstens mit sehr kurzen Zwischenräumen angelegt zu werden. Hierauf deutet der Umstand, dass, während bei einem 6,5 mm langen Anguis-Embryo sich nur der erste Spross in Form eines ziemlich langen Zapfens entwickelt vorfand, bei einem 8,2 mm langen Anguis-Embryo eine ganze Menge kleiner Sprossen im kranialen Teil der Lunge beobachtet wurden. In derselben Weise verhielten sich zwei recht nahe aneinander liegende Stadien von Cnemidophorus. Die geringe Grössendifferenz zwischen Knospen, welche ungefähr auf derselben Höhe sitzen, spricht ebenfalls für eine solche Annahme.

Was Tarentola betrifft, so gehen die Sprossen der mehrerwähnten dorsalen Reihe in der Anlage vor den übrigen. Ausser dass der kranialste Spross in dieser Reihe der erste Spross ist, der überhaupt angelegt wird, so wird diese Reihenfolge von deren Grösse angedeutet, indem sie ja die übrigen in derselben Höhe sitzenden Sprossen im Umfang übertreffen, wie vor allem aus dem Umstande, dass bei dem 8,5 mm langen Embryo die linke Lunge in ihrer ganzen Ausdehnung diese dorsalen Sprossen zeigt, während die übrigen Sprossen in den kaudalen zwei Dritteln noch fehlen (Fig. 10 Taf. 21 u. 11 Taf. 22).

Übrigens dürften bei Tarentola die grossen dorsalen Sprossen unter sich in akropetaler Folge angelegt werden[1]. Dieselbe

[1] Wenn hier wie auch an anderen Stellen in Betreff der Reihenfolge für die Entstehung der Sprossen der Ausdruck „akropetal“ angewandt wird, so ist, wie aus dem Zusammenhang hervorgeht, damit gemeint, dass die Sprossen in successiver Folge kranio-kaudalwärts am Stammbronchus angelegt werden.

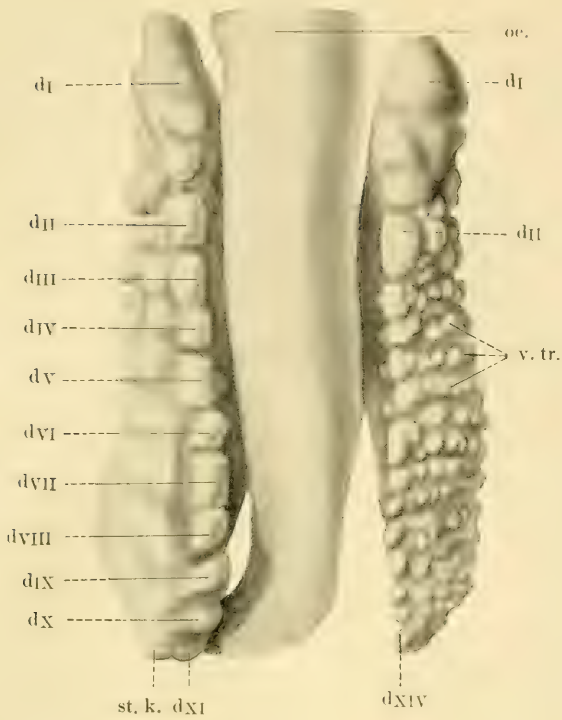

oe.
dI
dI
dII
dII
dIII
dIV
v. tr.
dV
dVI
dVII
dVIII
dIX
dX
st. k.
dXI
dXIV

Fig. 11.

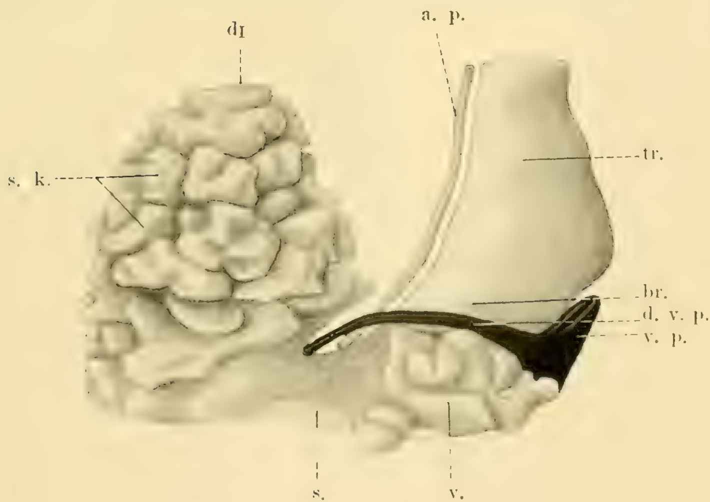

dI
a. p.
s. k.
tr.
br.
d. v. p.
v. p.
s.
v.

Fig. 12.

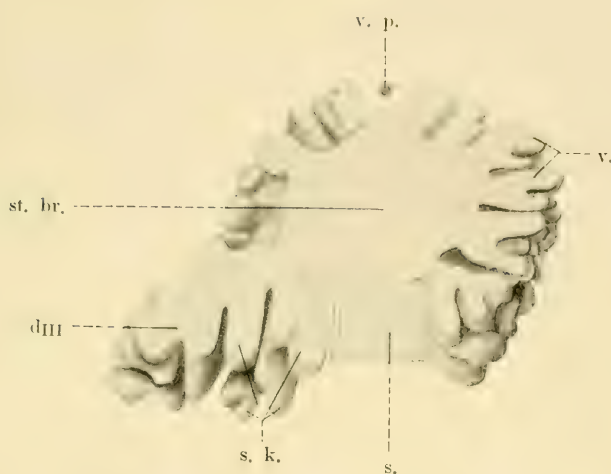


Fig. 13.

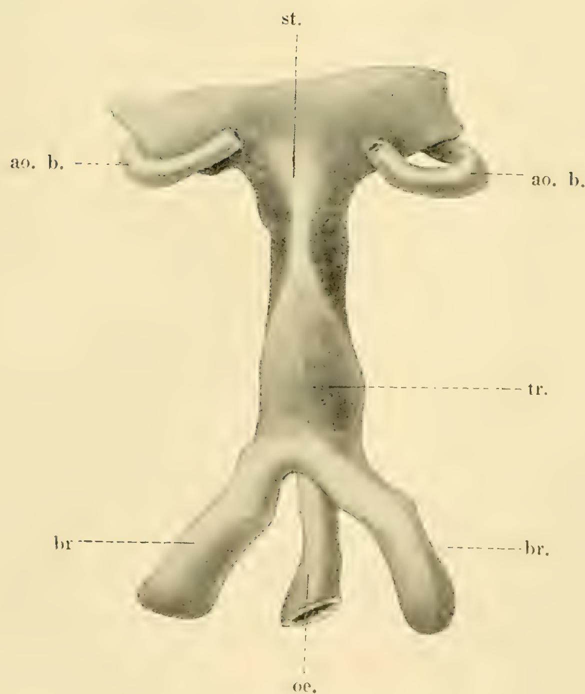


Fig. 14.

Reihenfolge scheint auch unter den vorher erwähnten transversalen Reihen kleiner Sprossen vorzuherrschen, wobei alle Sprossen in demselben Segment, nach ihrer Grösse zu urteilen, ziemlich gleichzeitig hervorkommen. Die Annahme, dass die Reihenfolge akropetal sein soll, stützt sich teils auf die regelmässige Entfernung, in welcher die Sprossen, bezw. die transversalen Segmente wiederkommen, teils darauf, dass die Sprossen im grossen und ganzen in kranio-kaudaler Richtung an Grösse abnehmen. Ob die Reihenfolge streng akropetal ist, oder ob vielleicht ein vereinzelter Spross kranial von den vorher angelegten zur Ausbildung kommen kann, hat das Material nicht darthun können. Wenn aber auch die letzte Möglichkeit eintreffen kann, so scheint sie doch nur selten vorzukommen; und die weitaus grösste Anzahl der Sprossen wird ganz gewiss in akropetaler Folge angelegt.

Wie sowohl von Meckel als Milani betont wird, schliesst die Lunge der niederen Saurier nur eine einzige grössere Höhle ein, während sie bei den höheren (Stellio, Iguana u. a.) dagegen durch ein im vorderen Teil der Lunge von deren dorsaler Wand bis zur ventralen laufendes Septum in zwei grosse Abteilungen geteilt ist, eine kraniale und eine kaudale, welche nur durch eine kleinere Öffnung miteinander in Verbindung stehen. Diese Öffnung nimmt auch die Mündung des Bronchus in sich auf, so dass sich dieser gleichzeitig in beide Säcke öffnet. Die beredete Verschiedenheit zwischen den entwickelten niederen und höheren Saurierlungen findet ihre Erklärung durch die Embryologie. Der Unterschied ist nicht von so grosser prinzipieller Bedeutung, wie dies vielleicht beim Studium von nur entwickelten Lungen erscheinen kann. Die kraniale Abteilung der zweikammerigen Lunge ist nämlich nichts anderes als der zuerst angelegte Seitenspross, (er entspricht also dem ersten dorsalen Spross in der Tarentolalunge), während die kaudale die direkte Fortsetzung des extrapulmonalen Bronchus bildet, also

den Stammbronchus darstellt. Dass die entwickelte Lunge in dem einen Falle eine einzige grössere Höhle zeigt, in dem anderen zwei voneinander getrennte, beruht einfach darauf, dass hinsichtlich der einkammerigen Lunge der erste Spross (wie alle die übrigen) eine weite, geräumige Kommunikationsöffnung mit dem Stammbronchus erhält, wogegen in der zweikammerigen Lunge derselbe Spross an der Basis eingeschnürt verbleibt, wodurch die Kommunikation mit dem Stammbronchus sich zu einer engen Öffnung gestaltet[1]). Die Eidechsen zeigen hierin alle Übergänge von dem Falle an, wo der erste Seitenbronchus in den Stammbronchus mit einer Öffnung einmündet, deren Durchmesser ebenso gross ist, wie der des Stammbronchus, wodurch er eine direkte kraniale Fortsetzung desselben zu bilden scheint, bis zu dem Fall, wo die Kommunikation zwischen dem Seitenzweige und dem Stammbronchus nur von einem kleinen Loch, oder wie bei Varanus, von einem schmalen Rohr, das schon ausserhalb der Lunge vom Bronchus abgeht, gebildet wird. Auf diese Weise wird die Lunge, wenn der Seitenzweig an seinem Ende stark erweitert wird, gleichsam in zwei Säcke geteilt.

Die Entwickelung der Schildkrötenlunge.

Der jüngste mir zur Verfügung stehende Schildkrötenembryo (ein 4,5 mm langer Chrysemysembryo), bei welchem die Lungen zur Anlage gekommen sind, zeigt die Lungenanlage in einem recht weit vorgeschrittenen Stadium. Einem jüngeren

[1]) Die enge Kommunikationsöffnung würde freilich auch zufolge einer sekundären Einschnürung entstehen können, verursacht durch Gefässe, glatte Muskulatur oder dergleichen, also infolge eines centripetalen Faltenbildungsprozesses. Da aber in der Komplikation der Eidechsenlunge übrigens nach meinem wie Fanny Mosers Dafürhalten sich ein solcher Prozess wenig oder gar nicht geltend macht, halte ich die im Text gegebene Erklärung der Entstehung der zweikammerigen Lungen für die annehmbarste, obgleich ich die Entwickelung fraglicher Lungen nicht direkt untersucht habe.

Chrysemysembryo fehlte noch jegliche Spur von einer beginnenden Lungenentwickelung.

Bei dem erstgenannten älteren Embryo sind die Trachea und die beiden Bronchien schon recht bedeutend entwickelt. Wie aus den Figg. 14 Taf. 23 u. 15 Taf. 24 ersichtlich ist, besteht die entodermale Lungenanlage aus einer von der Ventralseite des Darmes sich herausschiebenden Trachealfalte, welche kaudal in eine vom Darm isolierte kurze Trachea fortsetzt, die sich in zwei Zweige teilt.

Die Falte geht aus dem Teil des Darmes hinaus, welcher sich unmittelbar hinter der letzten Kiementasche, in gleicher Höhe mit dem Herzen befindet, und erstreckt sich ein beträchtliches Stück kaudalwärts. Sie ist von den Seiten aus abgeplattet, obwohl verschieden an verschiedenen Stellen, so dass man drei besondere Teile unterscheiden kann und zwar einen mittleren mit der stärksten Abplattung, welche die Falte in ihrer ganzen dorso-ventralen Ausdehnung umfasst, einen kranialen, etwas weniger zusammengepressten, und einen kaudalen, wo die Falte ebenfalls unmittelbar nach Abgang vom Darm eine starke Seitenverengerung zeigt, nach der ventralen Seite aber sich erheblich erweitert. Der Querschnitt der Falte und des Darmes zusammen hat in Übereinstimmung hiermit in den zwei kranialen Teilen das Aussehen einer Keule, mit dem Schaft nach der Ventralseite gewendet, geht aber in dem kaudalen Teile in Sanduhrform über. Von der ventralen Seite gesehen, erscheint die Falte folglich in der Mitte wie ein scharfer Rand, welcher kranial, entsprechend dem ersten Teile, etwas breiter ist, kaudal sich zu einer von Seite zu Seite gewölbten Fläche ausbreitet. Hierdurch entsteht im kaudalen Teil der Falte zwischen dem Darm einerseits, der ventralen, erweiterten Hälfte der Falte andererseits auf jeder Seite eine Furche, deren Boden von der zusammengepressten dorsalen Hälfte der Falte gebildet wird. Die Furche nimmt in kaudo-kranialer Richtung an Tiefe ab, wie sie gleichzeitig

an Breite zunimmt, um in der mittleren Partie der Falte zu verschwinden. Oder mit anderen Worten, die Furchen auf beiden Seiten nähern sich einander kaudalwärts und machen dadurch den Eindruck, dass der kaudale Teil der Falte darin begriffen ist, sich von dem Darm zu trennen.

Die isolierte Trachea ist kurz, in dorso-ventraler Richtung stark zusammengedrückt und anstatt dessen von Seite zu Seite ausgezogen. Ihr Querschnitt ist oval, d. h. er hat dieselbe Form wie der Querschnitt der ventralen Hälfte der Falte in deren kaudalem Teil. Die Trachea bildet auch eine direkte Verlängerung dieser ventralen Hälfte. Man bekommt zufolge dessen den Eindruck, dass die Trachea in einem früheren Stadium durch eine kaudale Verlängerung der verengerten dorsalen Hälfte der Falte mit dem Darm verbunden gewesen und später durch denselben Abschnürungsprozess, der fortfahrend im kaudalen Teil der Falte stattzufinden scheint, isoliert worden ist.

Die Bronchien bilden zwei cylindrische oder in gewissen Teilen dorso-ventral abgeplattete Röhren, welche unter einem Winkel von 60° von der Trachea abgehen, und strecken sich bogenförmig kaudalwärts und gleichzeitig gegen die dorso-laterale Seite des Embryos, so dass die ganz unbedeutend angeschwollenen Enden der Bronchien in demselben Frontalplan wie die Dorsalseite des Darmes liegen. Der linke Bronchus ist etwas länger als der rechte. Im Profil bilden die Trachealfalte, die Trachea und die Bronchien zusammen die Form eines S, dessen mittlerer Teil von der isolierten Trachea gebildet wird (Fig. 15).

Das Epithel ist sowohl in der Falte wie in der Trachea und den Bronchien hohes Cylinderepithel. Ob einfach oder nicht lässt sich nicht mit Sicherheit unterscheiden, indes dürfte es einschichtig sein. Die Zellen, welche den Boden der erwähnten Furchen auskleiden, haben nicht ganz dieselbe Höhe wie die übrigen.

Die mesodermalen Anlagen zeigen sich auf diesem Stadium in Form von zwei fast spindelförmigen Walken, welche in die Körperhöhle ausbuchten, je eine auf jeder Seite vom Darme. (Fig. 27 Taf. 29.) Die Körperhöhle erstreckt sich nicht unbedeutend weiter kranial als diese Walken, welche die dorsalen und lateralen Begrenzungen der Körperhöhle auch nicht erreichen. Vom Darm sind sie zum grössten Teil durch je einen Rezess isoliert, wie Broman (1904) dies näher beschrieben hat. Die mesodermalen Anlagen sind also im grösseren Teile ihres Umkreises frei. Sie sind mit der Dorsalseite des Darmes durch je ein Ligament (ligamentum pulmonale dorsale) verbunden, welches auf der dorsalen Seite der Lunge inseriert; ausserdem verbindet sich die rechte Lunge mit der Leber mittelst eines ventralen Ligamentes. Die mesodermale Anlage streckt sich in Form einer Fortsetzung des Ligamentum dorsale ein Stück weiter kaudal als die Bronchien, eilt also in der Entwickelung der entodermalen Anlage etwas voraus. Das Bindegewebe enthält eine reichliche Menge ovaler und runder Kerne, besonders in unmittelbarer Nähe der Trachea und der Bronchien. Die Gefässe der Lunge sind nicht deutlich zu unterscheiden.

Der nächste Chrysemysembryo (5,5 mm lang) zeigt die Lungenanlage in einem etwas weiter vorgeschrittenen Stadium (Fig. 16 u. 17 Taf. 24). Auch hier kann man in der entodermalen Anlage zwischen einer von der Ventralseite des Darmes ausgehenden Falte, einer freien Trachea und zwei Bronchien unterscheiden.

Die Falte ist von den Seiten aus in ihrer ganzen Ausdehnung abgeplattet, ihr Lumen hat auf Querschnitten die Form eines ventral verschmälerten Spaltes. Kranial läuft sie in einen nach der Ventralseite gerichteten Zapfen aus, ganz in derselben Weise wie bei Tarentola. Eine augenfällige Unähnlichkeit mit dem vorhergehenden Stadium zeigt sich in der kaudo-kranialen Ausdehnung der Falte, die nicht nur relativ, sondern auch absolut bedeutend abgenommen hat. Die Falte ist nämlich im älteren

Stadium nur ungefähr halb so lang wie in dem jüngeren (vgl. Figg. 15 u. 17). Und da deren kraniales Ende in beiden Fällen auf der entsprechenden Partie des Darmes, nämlich bei der letzten Kiemenfalte, zu finden ist, muss die Reduktion den kaudalen Teil umfasst haben. Vergleicht man dagegen die Trachea in beiden Stadien, so findet man, dass diese in der Länge zugenommen hat. Bei dem älteren Embryo ist sie doppelt so lang wie bei dem jüngeren. Folglich muss eine Abschnürung vom Darm seitens des kaudalen Teiles der Falte stattgefunden und die abgeschnürte Faltenpartie zur Verlängerung der Trachea beigetragen haben. Der Abschnürungsprozess, wovon das vorhergehende Stadium eine Andeutung gab, ist in kaudo-kranialer Richtung fortgeschritten, wodurch die erweiterte ventrale Partie, welche die Falte auf dem jüngeren Stadium in ihrem kaudalen Teile zeigte, von dem Darme getrennt worden ist.

Wenn die Trachea also in der Länge zugenommen hat, hat sie dagegen an Umfang abgenommen, auch absolut. Die Verengerung, welche in kranio-kaudaler Richtung zunimmt, ist hauptsächlich dadurch zu stande gekommen, dass der frontale Durchmesser der Trachea kleiner geworden ist. Indes ist auch der sagittale etwas kleiner geworden. Die Trachea hat also die Form eines kaudalwärts immer enger werdenden Rohres erhalten, dessen Querschnitt oval ist, mit dem grössten Durchmesser im Frontalplan. Sie hat einen geraden Verlauf in einiger Entfernung vom Darm in der Mittellinie des Embryos.

Die Bronchien haben auch in der Länge zugenommen, besonders der rechte, der bei diesem Embryo etwas länger ist als der linke. Dagegen hat ihr Querschnitt, welcher kreisrund ist, sowohl relativ wie absolut abgenommen.

Zufolge der absoluten Dickenabnahme, die also sowohl die Trachea als die Bronchien betroffen, hat die entodermale Anlage ein schlankeres und gracileres Aussehen erhalten, als sie auf dem jüngeren Stadium hatte.

Der Winkel, unter welchem die Bronchien von der Trachea abgehen, hat ungefähr dieselbe Öffnung wie im vorhergehenden Stadium. Die Bronchien beschreiben in ihrem Verlauf einen Bogen mit lateral gerichteter Konvexität. Die nächste Ursache zu diesem Bogen ist wohl dieselbe, welche in Bezug auf die Eidechsenlunge angeführt wurde, nämlich Knappheit des Raumes, wodurch die Bronchien gezwungen werden, ihre Wachstumsrichtung zu verändern. Die Enden der Bronchien, welche schwach angeschwollen sind, liegen nun in einer Ebene dorsal vom Darm. Dies zeigt indes nicht, dass die Bronchien fortgefahren haben sollten, in derselben dorsalen Richtung zu wachsen, wie sie in dem früheren Stadium angefangen hatten. Sie haben vielmehr eine Richtung bekommen, die mehr parallel mit der Frontalebene ist, und das veränderte Verhältnis zwischen den Enden der Bronchien und dem Darm beruht darauf, dass der Darm nach der ventralen und linken Seite abbiegt. Das Moment, welches die Bronchien daran verhindert, mit ihrem Wachstum in dorsaler Richtung fortzusetzen, ist wahrscheinlich dasselbe, welches sie Bogenform annehmen nötigt: unzureichender Raum.

Während die Falte, die Trachea und die Bronchien im jüngeren Stadium eine S-Form bildeten, liegen sie hier in ungefähr der gleichen Ebene.

Die Trachea hat im mittleren Teile ihrer Ausdehnung kein Lumen, während sie im früheren Stadium in ihrem ganzen Verlaufe ein solches hatte. Die Epithelzellen stossen mit ihren centralen Enden aneinander, wodurch das Lumen verengert wird, und die Trachea auf dem betreffenden Gebiete von einem soliden Epithelstabe aus radial gestellten Zellen gebildet wird.

Das Epithel der Trachea wie der Bronchien ist ein hohes Cylinderepithel und, insofern ich habe sehen können, einfach.

Die einzige bemerkenswerte Veränderung, welche hinsichtlich der mesodermalen Lungenanlage eingetroffen ist, besteht darin, dass das dorsale Ligament bedeutend in der Länge zugenommen

hat. Seine Insertionslinie auf dem Darm hat allmählich nach der Dorsalseite hingerückt und geht vom Darm zu dem dorsalen Mesenterium über (vergl. Broman 1904).

Ausserdem haben sich die Lungengefässe entwickelt. Die Arteria pulmonalis geht von dem kaudalsten Punkte des letzten Aortabogens aus, gerade wenn dieser nach der Mittellinie und dem kranialen Ende des Embryos abweicht, um in die Aorta descendens überzugehen. Eine transversale Linie, welche die Abgangsstelle der beiden Arterien verbindet, kommt etwas ventral von der Trachea zu fallen. Die Arterien gehen je eine auf jeder Seite von der Luftröhre unter langsamer Konvergenz in kaudaler Richtung und zugleich auch ein wenig dorsal (Fig. 16, a. p.). Da der linke Aortabogen etwas kaudal vom rechten liegt, wird die linke Arteria pulmonalis etwas kürzer. In der Nähe der Bifurkation der Trachea sind die Arterien nicht mehr deutlich zu verfolgen. Doch sieht man auf verschiedenen Schnitten quergeschnittene Gefässe, wahrscheinlich Arterien, auf der Dorsalseite der Bronchien. Die Venae pulmonales sind nicht verfolgbar, indes aber bereits angelegt, denn vereinzelte Querschnitte von feinen Gefässen auf der Ventralseite der Bronchien gehören wahrscheinlich den Lungenvenen an.

Bei dem dritten Chrysemysembryo (6,6 mm lang) unterscheidet sich die entodermale Lungenanlage nicht unbedeutend von der eben beschriebenen und tritt in einer eigentümlichen und interessanten Form auf (Fig. 18, Taf. 25).

Die Trachea ist noch mehr erheblich in die Länge gewachsen. Sie geht in der Form einer sagittal gestellten Falte vom Darm aus, welche von den Seiten her so stark zusammengepresst ist, dass das Lumen fehlt. Von der ventro-kaudalen Ecke der Falte setzt die Trachea als langes, enges, kreisrundes Rohr in der Mittellinie fort. Dessen Lumen ist, ausser am kranialen Ende, wo es eine grössere Weite hat, äusserst unbedeutend, in gewissen Teilen kaum bemerkbar.

Die Bronchien, wovon der rechte am längsten ist, haben je ungefähr dieselbe Länge wie die Trachea. Sie gehen erst, einen Bogen mit medial und etwas ventral gerichteter Konvexität beschreibend, in latero-dorsaler Richtung, machen dann eine recht scharfe Biegung und laufen in ihrer kaudalen Fortsetzung unter kleineren Krümmungen fast parallel mit der Mittellinie des Embryos, in eine dorsal vom Darm liegende Ebene.

Gerade an der Umbiegungsstelle zu einem mehr longitudinalen Verlauf ist die laterale Wand des Bronchus zu einer grossen, runden, fast sphärischen Blase ausgebuchtet (Fig. 18, h). Es sieht aus, als ob der kraniale Teil des Bronchus auf der medialen Seite eines geräumigen Behälters einmünden sollte, von dem der kaudale Teil dann seinen Anfang nimmt. Diese Blase ist die Anlage des ersten Seitenzweiges, den der Stammbronchus aussendet, also der erste Spross, welcher bei den Landschildkröten diese eigentümliche, charakteristische Form annimmt. Wie bei Tarentola schwillt der Spross unmittelbar nach dem Abgang vom Bronchus erheblich und erhält dadurch die Form einer voluminösen Blase, die durch eine ziemlich weite Öffnung auf ihrer medialen Seite mit dem Bronchus in Verbindung steht. Der Unterschied in der Entwickelung zwischen der Chrysemys- und Tarentolalunge besteht darin, dass der Bronchus bei der letzteren sich, ehe noch der erste Spross angelegt worden ist, zu einem sackförmigen Gebilde erweitert, bei dem ersteren aber ein schmales, feines Rohr verbleibt, selbst nachdem die Entstehung der Sprossen begonnen hat. Der Unterschied ist also nur ein gradueller und besteht in der Eigenschaft des Bronchus, sich in dem einen Falle sackartig zu erweitern, in dem andern dagegen nicht. Indes scheint auch bei Chrysemys ein Bestreben des Bronchus zu existieren, im Umfang zuzunehmen, denn der Teil des Bronchus, welcher kaudal vom Spross fortsetzt, zeigt ein etwas geräumigeres Lumen als der kranial davon befindliche, dessen Lumen ebenso unbe-

deutend ist wie das der Trachea. Dieses Bestreben bleibt jedoch in mässigen Grenzen und führt nicht dazu, dass der Bronchus solche Dimensionen wie bei Tarentola oder bei Eidechsen im allgemeinen annimmt.

Man kann kaum sagen, dass die Stammbronchien mit blasenartigen Anschwellungen enden, denn das Lumen ist zwar auf einem kleinen Gebiete nach dem kaudalen Ende des Stammbronchus etwas verengert, ist aber nicht nur kaudal, d. h. am Ende selbst, sondern auch kranial davon (bis zum Seitenspross) ein wenig geräumiger.

Von den blasenförmigen Seitensprossen ist der rechte etwas grösser als der linke. Sie senden je einen sekundären Spross aus. Dieser (Fig. 18 s. k.) schiebt wie ein kleiner Zapfen aus dem dorsomedialen Umfang des Muttersprosses hervor, in dessen kranialem Teil, gleich nach Abgang vom Stammbronchus.

Die Trachea hat Cylinderepithel. Desgleichen die Bronchien ausser an der Abgangsstelle des Seitensprosses, wo man kubisches antrifft. Auch die Seitensprossen sind mit einschichtigem, kubischem Epithel bekleidet, welches sich auf einem kleineren Gebiete (einem Teil der lateralen Wand in dem rechten Spross und der ventro-lateralen in dem linken) zu cylindrischem Epithel erhebt. Die entsprechende Partie, also diejenige mitten gegenüber der Seite, welche mit dem Bronchus in Verbindung steht, bildet deutlich das Wachstumscentrum des Seitensprosses. Der sekundäre Spross, welchen jeder Seitenzweig zeigt, hat Cylinderepithel.

Die mesodermale Anlage hat im grossen und ganzen langgestreckte Pyramidenform mit kranial gerichteter Basis (Fig. 29, Taf. 29). Man kann vier Seiten unterscheiden: eine dorsomediale, eine dorsolaterale, eine ventromediale und eine ventrolaterale. Von diesen gehen die dorsolaterale und ventrolaterale nach der Spitze der Pyramide ineinander über. Im kranialen Teil sind die Ränder zwischen diesen Seiten weniger scharf, die Lunge hat einen mehr

abgerundeten Umfang, und lässt die Entwickelung in dem Inneren des eben erwähnten Seitensprosses sich in dem äusseren als eine knollenartige, gut begrenzte Anschwellung abspiegeln, welche (nebst der Niere) das kraniale Ende der Körperhöhle ausfüllt, doch ohne mit deren Wänden in Kontakt zu kommen. Durch die Entstehung dieser Anschwellung hat die Lunge eine freie kraniale Spitze erhalten, welche ein Stück kranial vom Eintritt des Bronchus in die Lunge vorspringt.

Alle Flächen sind in ihrer ganzen Ausdehnung frei, ausser der ventromedialen, welche in ihrem kranialen Teil am Darm haftet. Übrigens ist die Lunge nur längs des medialen Randes d. h. des Randes zwischen der ventromedialen und dorsomedialen Seite mittelst des oben erwähnten Ligamentum pulmonale dorsale fixiert (Fig. 29, l. p. d.). Dies setzt kaudal von der Lunge weit fort. Die rechte Lunge verbindet sich ausserdem mit der Leber durch das Ligamentum pulmonale ventrale, welches von dem Rande zwischen der ventromedialen und ventrolateralen Seite ausgeht (Fig. 28, l. p. v.). Kaudalwärts von der Lunge geht dieses ventrale Ligament in das Ligamentum dorsale über.

Der Stammbronchus ist kranial durch die kräftige Entwickelung des lateralen Seitensprosses nach der medialen Seite der mesodermalen Lungenanlage verschoben. Im kaudalen Teile ist er ungefähr in deren Centrum anzutreffen.

Die Lungenarterien gehen fortfahrend je eine auf jeder Seite von der Trachea. Da aber die letzten Aortabogen die Luftröhre ungefähr in deren Mitte kreuzen, ist hier nur die kaudale Hälfte der Trachea von Gefässen begleitet (Fig. 18, a. p., Taf. 25). Diese nehmen in diesem Stadium eine Ebene ein, dorsal von und parallel mit der Luftröhre. Wenn sie in die Nähe der Bronchien kommen, legen sie sich auf die Dorsalseite von diesen, medialwärts vom ersten Spross. Dort verschwinden sie allmählich aus dem Gesichtsfeld. Die Lungenvenen gehen mit einem gemeinsamen Stamm vom Herzen aus. Dieser spaltet

sich nach kurzem Verlauf links von der Mittellinie in zwei Äste, welche im Frontalplan nach den Bronchien hin fortsetzen. In der Nachbarschaft von diesen, gerade kranial vom Seitenspross, biegen sie plötzlich kaudalwärts um und legen sich auf die Ventralseite der Bronchien. Auch die Venen lösen sich hier bald in feine Äste auf, welche nicht mehr zu verfolgen sind.

Die älteste von mir untersuchte embryonale Chrysemyslunge (von einem 7 mm Embryo) weicht von der vorhergehenden hauptsächlich nur darin ab, dass zwei neue Sprossen am Stammbronchus angelegt sind, so dass jede Lunge nun drei primäre Seitensprossen zeigt. Die entodermalen Lungenanlagen sind auf beiden Seiten ziemlich symmetrisch. Nur der Unterschied existiert, dass die rechte Lunge fortfahrend einigen Vorsprung in der Entwickelung hat (Fig. 19, Taf. 25).

Der erste Seitenspross, welcher schon bei dem vorigen Embryo entwickelt war, ist nicht erheblich verändert worden (Fig. 19, lI). Möglicherweise ist der des rechten Stammbronchus etwas voluminöser geworden. Noch zeigt derselbe nur einen einzigen sekundären Spross, ganz so wie vorher (Fig. 19, s. k.). Von den beiden neu hinzugekommenen Sprossen springt der eine auf der lateralen, der andere auf der medialen Seite des Stammbronchus heraus. Beide sitzen kaudal von dem erst entwickelten und der laterale mehr kaudal als der mediale. Der letztere hat also seine Lage zwischen den beiden lateralen. Von den neuen Sprossen ist der laterale am weitesten in der Entwickelung gekommen. Er bildet eine blasenförmige Ausstülpung der lateralen Bronchuswand, welche an den ersten Spross erinnert, doch sehr viel kleiner ist (Fig. 19, lII). Die mediale Knospe ist wenig entwickelt. Sie erscheint in der rechten Lunge in Form einer schwachen Ausbuchtung auf der medialen Seite des Stammbronchus, in der linken nur als eine Erhöhung des Epithels auf der entsprechenden Stelle (Fig. 19, mI).

Der Stammbronchus streckt sich ein gutes Stück kaudal-

wärts von der zweiten lateralen, also der letzten Knospe (der rechte weiter als der linke).

Die Trachea und auch die Bronchien sind im grösseren Teile ihres Verlaufes mit Cylinderepithel bekleidet. Noch höheres solches ist auch in den neuangelegten Sprossen zu sehen, wie in dem ersten in derselben Ausdehnung wie im vorhergehenden Stadium. Der Rest des ersten Sprosses wie der Teil eines jeden Stammbronchus, welcher Seitensprossen entsendet, hat niedriges kubisches Epithel.

In der mesodermalen Anlage ist keine andere Veränderung eingetreten, als dass in der rechten Lunge der zweite laterale Spross sich in der äusseren Form der Lunge durch eine weniger aufgetriebene Partie auf der dorsolateralen Seite, kaudal von der Anschwellung, welche dem ersten Spross entspricht, zu erkennen giebt.

Die Gefässe verhalten sich auf dieselbe Weise wie bei dem nächst jüngeren Embryo. (Fig. 19, a. p. und v. p.)

Ebensowenig in diesem Stadium wie in einem der drei vorhergehenden ist bereits eine Differenzierung des Bindegewebes eingetreten. Die Trachea und der Darm sind fortfahrend in einer gemeinsamen Bindegewebsschicht eingehüllt, welche in der Umgebung der Trachea verdichtet und besonders reich an Zellkernen ist. Ebenfalls zeigt sich im Bindegewebe um die Bronchien und ausserhalb der Gebiete der Seitensprossen, welche Cylinderepithel haben, eine Verdichtung.

Da ich nirgends Angaben über den Bau der entwickelten Chrysemyslunge gefunden habe, lasse ich hier nach Darlegung der Embryonalstadien eine kurze Beschreibung einer entwickelten solchen Lunge, die mir zur Verfügung gestanden, folgen.

Die Lunge bei Chrysemys ist im Verhältnis zur Grösse des Tieres wenig voluminös. Sie erreicht den Schultergürtel, aber nicht den Beckengürtel. Die Länge verhält sich zur Breite

wie 3 : 2, zur Dicke wie 3 : 1. Die Form erinnert an eine dreiseitige Pyramide mit kranial gerichteter Basis und mit einer ventralen, einer dorsalen und einer medialen Seite. Die Lunge ist mit der Dorsalseite an den Rückenschild festgelötet, ausser an der kaudalen Spitze, welche frei ist und zwar in ihrer lateralen Hälfte in grösserer Ausdehnung als in ihrer medialen. Die mediale Seite ist am Mediastinum festgewachsen. Die ventrale ist grösstenteils frei. Bei der linken Lunge hängt sie auf einem kleinen Gebiete bei Eintritt des Bronchus in die Lunge mit dem Magensack zusammen. Bei der rechten nimmt das ventrale Lungenligament, welches die Lunge mit der Leber verbindet, dort seinen Ursprung. Die Insertionslinie des Ligamentes geht ungefähr parallel mit dem schwach bogenförmigen lateralen Lungenrande, ein Stück medial von diesem. (Vgl. Broman, 1904, S. 465.)

Die Trachea liegt in ihrem kaudalen Verlauf auf der linken Seite des Ösophagus. Von dessen Bifurkation, die sich in gleicher Höhe mit dem kranialen Teil des Herzens befindet, gehen die Bronchien kaudo-lateralwärts, indem sie einen recht stumpfen Winkel miteinander bilden. Der rechte kreuzt die Ventralseite des Ösophagus, der linke zieht sich längs der linken Seite des Ösophagus hin. Sie treten auf der Ventralseite der Lunge in der Nähe des ventralen Randes, auf der Grenze zwischen dem ersten und zweiten Fünftel der Lungenlänge, in die Lunge hinein. Der intra-pulmonale (= Stamm)-Bronchus dringt erst in schräger Richtung gegen die Dorsalseite der Lunge und hat dabei dieselbe Weite wie der extra-pulmonale Bronchus. Dann biegt er nach dem kaudalen Ende der Lunge um, geht parallel mit der medialen Seite der Lunge, erhält ein grösseres Lumen und sendet Seitenäste aus. Bei Beginn des vierten Fünftels der Lungenlänge erweitert er sich plötzlich sackförmig, indem er Milanis „Endkammer“ bildet.

Die Seitenbronchien sind vier: zwei laterale und zwei mediale.

Ihre Abgangsstellen vom Stammbronchus alternieren miteinander, wobei der erste laterale Ast am meisten kranial abgeht. Dieser Ast hat eine etwas kraniale Richtung und verzweigt sich in der kranialen Partie der Lunge, wogegen die drei anderen einen rein transversalen Verlauf haben. Gemeinsam für alle vier Seitenäste ist, dass sie ein im Verhältnis zu ihrer Länge ansehnliches Lumen haben, welches durch eine verhältnismässig kleine Öffnung mit dem Stammbronchus kommuniziert. Die beiden medialen Seitenbronchien teilen sich nach ihrem Abgang vom Stammbronchus in einen dorsalen und einen ventralen Ast, entsprechend Milanis dorsaler und ventraler Kammer in der Emyslunge. Der erste laterale Ast teilt sich nach einem kurzen Verlauf dichotomisch in einen kranialen und einen kaudalen Ast, und jeder von diesen spaltet sich wieder in zwei äusserst kurze aber weite Gänge, einen kranialen und einen kaudalen. Ausserdem schickt der erste laterale Seitenbronchus unmittelbar, nachdem er den Stammbronchus verlassen, zwei grössere Nebenzweige aus, welche beide kranial vom ersten medialen Seitenbronchus liegen, der eine auf der dorsalen, der andere auf der ventralen Seite der Lunge. Dies ist Milanis erste dorsale und ventrale Kammer. Der andere laterale Seitenbronchus teilt sich, kurz bevor er den lateralen Rand der Lunge erreicht, in zwei kurze Äste, der eine kranial, der andere kaudal. Das erweiterte kaudale Ende des Stammbronchus, oder die Endkammer nach Milanis Nomenklatur, ist in zwei grössere, sackförmige Äste geteilt[1]).

Was die Entwickelung des Alveolsystemes d. h. der kleinen Bronchien und Blasen betrifft, womit die eben beschriebenen

[1]) Obenstehende Beschreibung kann, von ein paar unwichtigen Details abgesehen, auch auf die Emyslunge angewandt werden, nur mit der Veränderung, dass die Emyslunge drei mediale und drei laterale (oder auch vier) Seitenbronchien anstatt nur zwei hat. Fachlich stimmt diese Beschreibung mit derjenigen Milanis überein, sie ist aber einfacher. Milani hat nämlich nicht die Seitenbronchien oder, wie er sie nennt, Kammern beschrieben, sondern die sie begrenzenden Wände, wodurch die Beschreibung unnötig umständlich geworden ist.

primären Seitenbronchien und deren grössere Äste versehen sind, so verweise ich auf Milanis Arbeit, da, was dort über die Emyslunge gesagt ist, auch auf die Chrysemyslunge anzuwenden ist.

Ich komme nun zur Entwickelung der Chrysemyslunge zurück.

Mit Kenntnis der Weise, wie die Lunge bei niederen Reptilien und Säugetieren angelegt wird, und mit Stütze der Bilder, welche die zwei jüngsten, eben erwähnten Chrysemysembryonen in ziemlich frühen Stadien ihrer Entwickelung von der Lunge geben, ist man wohl berechtigt, den Schluss zu ziehen, dass die erste Anlage der Trachea und der Bronchien auch bei Chrysemys (und wahrscheinlich bei allen höheren Reptilien) in Form einer vom Vorderdarm unmittelbar hinter der letzten Kiementasche ausstehenden, von den Seiten abgeplatteten Falte auftritt. Der kaudale Teil der Falte erweitert sich in seiner ventralen Hälfte, wird allmählich in kaudo-kranialer Richtung abgeschnürt und giebt den Ursprung zur Trachea und den Bronchien.

Die Trachea wächst zu einem langen, engen Rohre aus, welches durch eine sagittal gestellte, entodermale Falte in den Darm übergeht. Ihr Lumen wird dabei in der ersten Zeit nicht bloss relativ, im Verhältnis zur Länge, sondern auch absolut kleiner, und die Verengerung geht sogar so weit, dass die Trachea während einer Periode ihrer Entwickelung in gewissen Teilen ihrer Ausdehnung einen soliden Stab bildet. Die Luftröhre liegt in der Mittellinie, ventral vom Darm im Gegensatz zu dem, wie es sich bei dem entwickelten Tier verhält, welches die Trachea im kaudalen Teil auf der linken Seite des Ösophagus liegen hat.

Die Bronchien werden ebenfalls zu zwei äusserst feinen Epithelröhren verlängert, welche anfänglich den Darm hufeisenförmig umschliessen. Zufolge des engen Raumes wird später ihre Wachstumsrichtung zu einem mehr kaudalen und mit der Mittellinie des Tieres parallelen Verlauf geändert.

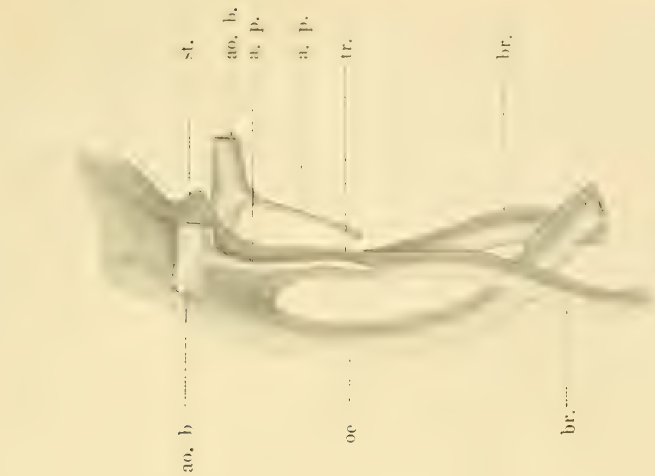


Fig. 17.

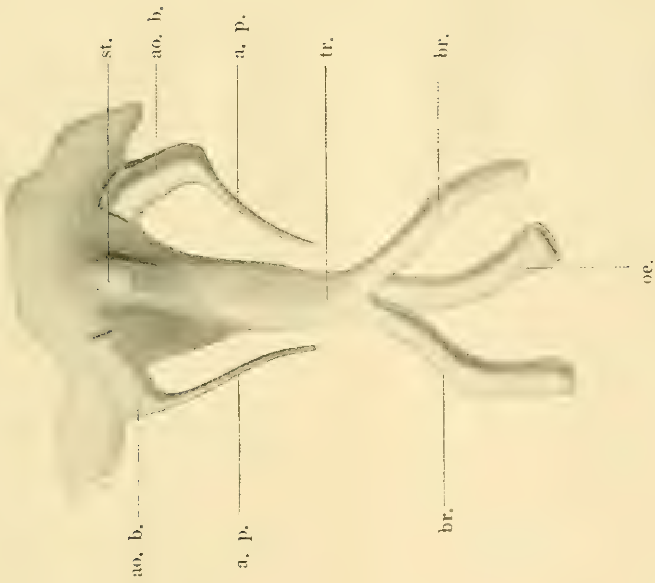


Fig. 16.

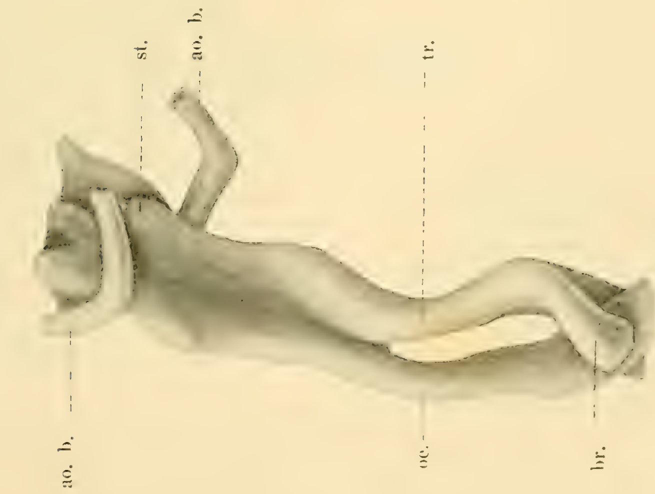


Fig. 15.

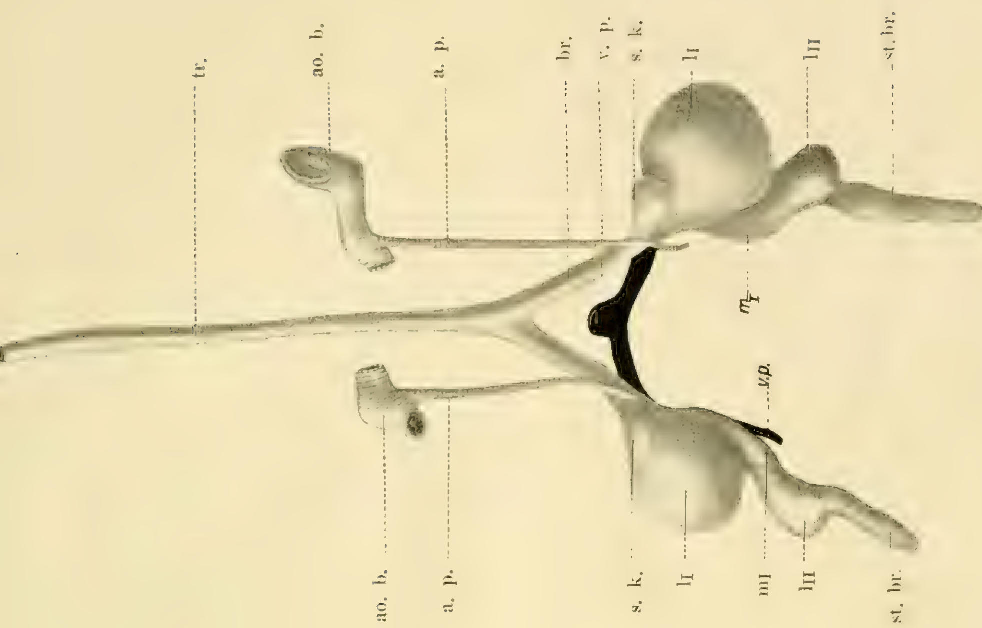

tr.
ao. b.
a. p.
br.
v. p.
s. k.
l_{I}
l_{II}
st. br.
m_{I}
v.p.
ao. b.
a. p.
s. k.
l_{I}
m_{I}
l_{II}
st. br.

Fig. 19.

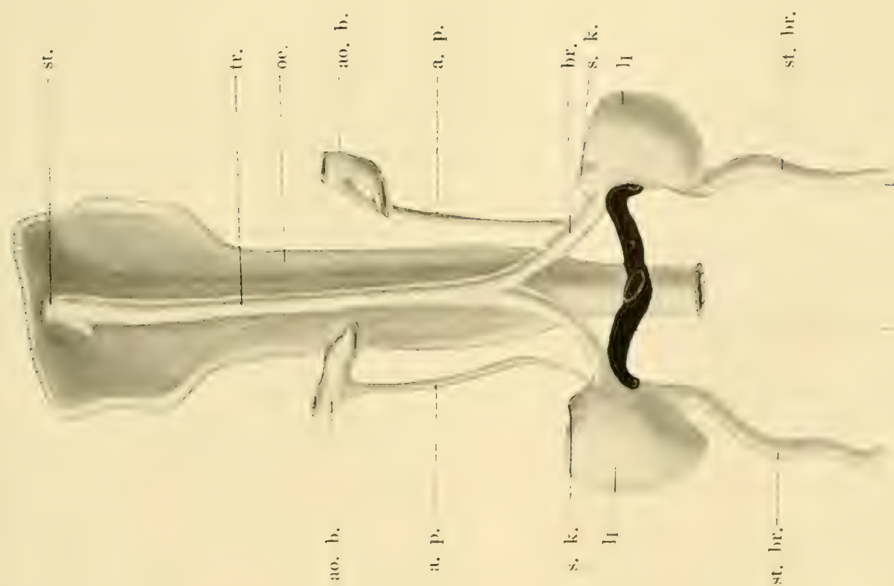

st.
tr.
oe.
ao. b.
a. p.
br.
s. k.
l_{I}
st. br.
v. p.
ao. b.
a. p.
s. k.
l_{I}
st. br.

Fig. 18.

Erst nachdem die Bronchien eine recht ansehnliche Länge erhalten haben, beginnt die entodermale Lungenanlage ein komplizierteres Aussehen zu erhalten. Der Weg, auf welchem dies zu stande kommt, ist unzweideutig und, nach meinem Material zu urteilen, ausschliesslich der der Sprossenbildung. In einiger Entfernung von der Bifurkation der Trachea buchtet die laterale Wand des Bronchus auf einem begrenzten Gebiete aus, wodurch eine anfangs flache und seichte Vertiefung entsteht, welche sich allmählich zu einer voluminösen, umfangreichen Blase erweitert, deren Kommunikation mit dem Bronchus eine verhältnismässig kleine Öffnung bleibt (vgl. Fig. 18, h.). Dass ein solches blasenförmiges Gebilde aus dem Bronchus mit dessen äusserst geringem Lumen durch Faltenbildung irgend welcher Art sollte entstehen können, ist ja undenkbar. Die Blase muss durch eine Ausstülpung aus der Wand des Bronchus zu stande gekommen sein, sie ist also eine Knospe. Diese Knospe bildet die Anlage des ersten lateralen Seitenbronchus.

Dass sie nicht durch dichotomische Teilung des Endes des Stammbronchus, der sogen. Stammknospe entstanden ist, sondern dass sie, auch als sie zuerst zu Tage tritt, ihren Ursprung aus der S e i t e des Bronchus nimmt, also von den Zellen in der lateralen Wand des Bronchus und nicht von denen in der Spitze selbst produziert ist, geht aus einem Vergleich zwischen den entodermalen Anlagen in zwei von mir rekonstruierten embryonalen E m y s l u n g e n hervor. Die jüngere von diesen hat in der Hauptsache denselben Bau wie das nächst jüngste Stadium von C h r y s e m y s. Die Bronchien bilden also zwei lange Röhren und haben also noch keine Seitenäste (Fig. 20, Taf. 26). Die ältere schickt vom Stammbronchus eine laterale blasenförmige Knospe aus, welche sich in nichts Wesentlichem von der unterscheidet, welche bei Chrysemys beschrieben ist. (Fig. 21, Taf. 26). Nun erweist sich der rechte Bronchus im jüngeren Stadium länger als der Teil des entsprechenden Bronchus im älteren, welcher

sich von der Bifurkation der Trachea bis zu dem Punkt erstreckt, von wo die Seitenknospe mit ihrer kaudalen Begrenzung ausgeht. Folglich muss, wenn nicht sehr beträchtliche individuelle Verschiedenheiten bei verschiedenen Embryonen des jüngeren Stadiums existieren (was ich nicht für wahrscheinlich halte), die Spitze des Bronchus fortgefahren haben, ungeteilt in die Länge zu wachsen, ohne an der Erzeugung der blasenförmigen Knospe teilgenommen zu haben.

Bevor noch der Stammbronchus neue Seitenäste aussendet, entwickelt sich eine sekundäre Knospe aus dem ersten lateralen Seitenbronchus. Deren Lage giebt an, dass sie die Anlage zu dem grossen ventralen Aste bildet, der in der entwickelten Chrysemyslunge von dem ersten lateralen Seitenbronchus ausgeht. Dieser ventrale Nebenast, von Milani (in seiner Beschreibung der Emyslunge) die erste ventrale Kammer genannt, ist also hinsichtlich des Zeitpunktes der Entstehung der zweite Ast in der Ordnung. Wie seine Mutterknospe ist er offenbar gemäss dem Prinzip für die Knospenbildung zu stande gekommen. Von Faltenbildung kann hier ebenso wenig die Rede sein, wie in Bezug auf die erste Knospe der Cnemidophoruslunge. Ebenso ist die Erzeugungsweise fortfahrend monopodial. Bei der oben genannten embryonalen Emyslunge fehlt nämlich dem blasenförmigen primären Seitenaste in Frage stehende sekundäre Knospe. In dem etwas weiter vorgeschrittenem Stadium von Chrysemys sitzt er als ein warzenähnlicher Zapfen an der Basis des Mutterastes, in einiger Entfernung von derjenigen Partie des letzgenannten, die durch ihre hohen Cylinderzellen andeutet, dass sie die Wachstumszone des Mutterastes (= dessen Spitze) bildet (vergl. Fig. 21 u. 18).

Der (nach der Entstehung gerechnet) dritte Ast ist offenbar der zweite laterale der entwickelten Lunge. Dass dieser vor dem ersten medialen Seitenbronchus kommt, geht mit recht grosser Sicherheit aus dem bedeutend verschieden weit vorgeschrittenen

Entwickelungsstadium hervor, worin sich beide befinden. Denn während die laterale Bronchusanlage eine deutliche, blasenförmige Ausbuchtung der Bronchuswand bildet, giebt sich die mediale auf der linken Seite kaum durch etwas anderes als eine Epithelerhöhung zu erkennen und befindet sich also im allerersten Anfang ihrer Entwickelung (Fig. 19, lII u. mI).

Es ist fast überflüssig, zu erwähnen, dass auch diese Blasen durch Ausstülpung der Bronchuswand und nicht durch ein centripetales Hineinwachsen von Bindegewebssepta entstanden sind. Ein einziger Blick auf das Modell zeigt, dass dies der Fall sein muss.

Auch diese Sprossen haben und zwar mit noch grösserer Sicherheit monopodialen Ursprung. Denn der kaudal vom ersten lateralen Seitenspross befindliche Teil des Stammbronchus misst in dem jüngeren Stadium mindestens dieselbe Länge wie in dem älteren (vgl. Fig. 18 u. 19). Gleichwohl fehlen in der erstgenannten Lunge noch der zweite laterale und der mediale Seitenspross. Sie müssen also bei dem älteren Embryo aus den Seiten des Stammbronchus herausgewachsen sein.

Von den in der entwickelten Chrysemyslunge vorkommenden primären Seitenbronchien findet sich die zweite mediale auf dem ältesten mir zur Verfügung stehenden embryonalen Stadium noch nicht angelegt. Dieser Ast ist also derjenige von den Ästen des Stammbronchus, welcher zuletzt zur Entwickelung gelangt. Dass der Prozess dabei in allem mit dem für die übrigen Äste angegebenen übereinstimmt, ist wohl keinem Zweifel unterworfen. Also kann man annehmen, dass er in Form eines blasenähnlichen Sprosses aus der medialen Seite des Stammbronchus, gleich kaudal von dem zweiten lateralen Aste hervorwächst.

Die primären Seitenbronchien werden also in Form hohler Sprossen auf den Seiten des Stammbronchus angelegt. Die Entstehungsweise dieser grossen Seitengänge ist entschieden monopodial.

Während der Stammbronchus ein enges Rohr verbleibt, ausser am kaudalen Ende, wo er sackförmig anschwillt, vergrössern sich die Seitensprossen zu voluminösen Blasen, von denen eine jede mit dem primären Lungensack bei Eidechsen verglichen werden kann, ehe dieser Seitensprossen zu bilden beginnt. Da auch der fertig gebildete Seitenast stark an eine entwickelte Eidechsenlunge erinnert, kann man mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen, dass die anfangs schlichtwandige Blase, welche den ersten Anfang eines primären Seitenbronchus bildet, in ihrer fortgesetzten Entwickelung demselben Gesetz wie die Eidechsenlunge folgt. Wir müssen uns also vorstellen, dass nach dem ersten Spross, welcher der erste laterale Seitenbronchus in den beiden älteren embryonalen Chrysemyslungen zeigt, eine ganze Menge rings um die Blase folgt. Die Entstehung dieser sekundären Sprossen beginnt an der Basis des Muttersprosses und schreitet nach der Spitze fort. Wahrscheinlich kommen die Sprossen, wenigstens die Mehrzahl derselben, in akropetaler Folge hervor. Was speziell den ersten lateralen Seitenast betrifft, so dürfte dessen grosser dorsaler Nebenast derjenige sein, welcher nächst dem ventralen, der bereits angelegt ist, hervorwächst.

Ob die Verästelungsweise auch in der Fortsetzung der Lungenentwickelung ausschliesslich monopodial oder nicht ist, darüber kann ich nur eine Vermutung aussprechen. Wie gelegentlich der Eidechsenlunge erwähnt wurde, kommt dort in den späteren Stadien unzweifelhaft auch dichotomische Teilung vor. Das gleiche ist auch bei den Seeschildkröten zu beobachten, worauf ich später noch zurückkommen werde. Es erscheint mir daher nicht unwahrscheinlich, dass auch bei Chrysemys in den letzten Stadien der Lungenentwickelung Dichotomie neben Monopodie vorkommt.

Ob die beiden Hauptstämme, in welche sich ein jeder der medialen Äste in der entwickelten Lunge gleich nach Abgang

vom Stammbronchus teilt, gleichwertige Schwesteräste sind, entstanden durch dichotomische Teilung des Mutterastes, oder ob der eine Zweig als Tochterast des anderen zu betrachten ist, nach monopodialem Muster entstanden, muss aus Mangel an Untersuchungsmaterial eine unbeantwortete Frage verbleiben.

Wie Milani angiebt, und ich auch selbst bei Chrysemys wie Emys beobachtet habe, sind die von den primären Seitenbronchien ausgehenden sekundären kleinen Bronchien oder Alveolen „zu beiden Seiten der Querwände längs der Linien, in denen diese mit der ventralen und dorsalen Lungenwand verschmelzen", am kräftigsten entwickelt. Diese Eigenheit wird wohl von einem Bestreben des Bronchialbaumes bedingt, die Respirationsfläche zu vergrössern, ohne den totalen Umfang der Lunge grösser zu machen, und so gemäss diesem Prinzip die Lunge mit seinem Astsystem so vollständig wie möglich anzufüllen. Nun ist es ja klar, dass, wenn dieses Ziel erreicht werden soll, die Äste an den oben angegebenen Stellen länger als anderswo werden müssen. Denn wenn man einen Cylinder in ein Parallelipiped einschliesst, entsteht ja der grösste Zwischenraum längs den Kanten des Parallelipipedes. Die Linien, von denen Milani spricht, entsprechen gerade diesen Kanten, und also ist es, wie ich glaube, der räumliche Grund in Verbindung mit dem oben genannten Bestreben des Bronchialbaumes, was macht, dass das Bronchialsystem auf gewissen Seiten der primären Seitenbronchien kräftiger als auf anderen ausgebildet wird.

Betreffs der totalen Form der Lunge ist zu bemerken, dass der transversale Durchmesser während der Entwickelung im Verhältnis zu dem longitudinalen zunimmt. Das Verhältnis zwischen der Breite und der Länge der Lunge ändert sich zu Gunsten des ersteren. Die Veränderung wird natürlich zunächst durch das Auftreten der Seitenäste und ihr Längenwachstum in transversaler Richtung verursacht. Der transversale Verlauf der Seitenäste wird wohl wieder durch vermehrten

Raum in dieser Richtung bedingt, wie wohl auch räumliche Verhältnisse die Ursache sein dürften, dass die lateralen Seitenbronchien länger als die medialen werden.

Ein anderer wichtiger Unterschied zwischen der entwickelten und der embryonalen Lunge liegt darin, dass bei dem entwickelten Tiere die dorsale und mediale Seite der Lunge an angrenzende Körperwände fixiert sind, während sie in der ersten Embryonalzeit frei gewesen sind. Laut Broman (1904) kommt diese Fixation ganz einfach durch Festlötung aneinander liegender Flächen zu stande.

Die Lungenarterien gehen in der entwickelten Lunge nicht wie während der Embryonalzeit auf je einer Seite der Trachea hin, sondern ziehen in einer schwachen Spirale um den extrapulmonalen Bronchus, auf der lateralen Seite von diesem. Die Ursache dieser Veränderung ist dieselbe, wie die der entsprechenden Versetzung der Lungenarterien bei Säugetieren: verschiedenes Wachstum der naheliegenden Organe, wodurch ihre gegenseitige Topographie allmählich eine andere wird.

Es ist darauf hingewiesen worden, dass bei Eidechsen wie bei Schildkröten die Trachea in der ersten Zeit ihrer Entwickelung nicht nur relativ, sondern auch absolut an Umfang abnimmt. Diese Verminderung kann nicht dadurch zu stande kommen, dass die Epithelzellen, aus denen die Luftröhre gebaut ist, ganz einfach gegen die Achse der Trachea gepresst wird, was ja eine Verengerung zur Folge haben würde. Denn solchenfalls müssten wohl die Zellen an Breite abnehmen und an Höhe zunehmen. Anstatt dessen erweisen sie sich aber eher in der älteren, engeren Luftröhre niedriger als in der jüngeren, weiteren. Ausserdem ist die Zahl der Zellen, welche auf der Oberfläche eines Querschnittes liegen, in dem älteren Stadium kleiner als in dem jüngeren. Es muss also, vorausgesetzt, dass nicht zu dieser Zeit eine grosse Menge von Trachealzellen zu Grunde gehen, eine Platzveränderung der Zellen statt-

finden, so dass Zellen, welche in einer gewissen Entwickelungsperiode in derselben Ebene aneinander gelegen haben, sich später in kranio-kaudaler Richtung voneinander entfernen, wobei sie sich gleichzeitig der Mittellinie der Trachea nähern. Die Folge einer solchen Umordnung wird natürlich auch eine Verlängerung der Luftröhre. Die Trachea wird unter Verschmälerung gleichsam in die Länge ausgesponnen. Sie wird also in der ersten Zeit länger und zwar wahrscheinlich nicht nur durch das Hinzukommen neuer Zellen, sondern auch durch Umlagerung der vorher vorhandenen. Was diese eigentümliche Wachstumsweise bedingt, kann schwer zu sagen sein. Vielleicht wachsen umgebende Gewebe schneller, als die Epithelzellen der Trachea proliferieren, d. h. die Produktion neuer Elemente in der epithelialen Luftröhre ist relativ kleiner als die Neubildung solcher in der Umgebung, weshalb die Trachea gleichsam einer Längendehnung von den umgebenden Teilen ausgesetzt wird, unter deren Einwirkung eine Platzveränderung der Zellen stattfindet als Kompensation der allzu geringen Zunahme derselben.

Übrigens scheint die Trachea in der ersten Zeit nicht in allen Teilen ihrer Ausdehnung gleich stark in die Länge zu wachsen. Man findet nämlich, dass die Entfernung zwischen der Bifurkation der Trachea und dem Punkt derselben, welcher in gleicher Höhe wie die Abgangsstelle der letzten Aortabogen liegt, in der ersten Entwickelungsstadien ungefähr dieselbe bleibt, während der Teil der Trachea, welcher sich zwischen dem genannten Punkt und der Einmündung in den Darm befindet, erheblich verlängert wird (Vgl. Fig. 14 u. 18, ao. b.). Die einfachste Erklärung dazu ist wohl die, dass die Trachea im kranialen Teile stärker wächst als im kaudalen. Der angedeutete Umstand könnte ja auch auf einer Art „Wanderung" der Aortabogen in kaudaler Richtung beruhen, während die Trachea zu derselben Zeit überall gleichförmig verlängert wird. Teils aber erscheint

mir eine solche Erklärung an und für sich etwas dunkel und unbefriedigend, teils wird das gegenseitige Lageverhältnis zwischen Trachea und Herz nicht wesentlich verändert (das Herz liegt nämlich die ganze Zeit ungefähr mitten vor der Bifurkation der Trachea), ein Umstand, der ja zeigt, dass wenigstens von keiner längeren kaudalen Verschiebung der Aortabogen die Rede sein kann. Die oben gegebene Erklärung scheint mir darum die einfachste zu sein.

Oben habe ich angegeben, dass sowohl in der Chrysemys- wie Emyslunge der Stammbronchus nur zwei Reihen Seitenbronchien aussendet, nämlich eine laterale und eine mediale. Hierin befinde ich mich nicht in Übereinstimmung mit Fanny Moser, welche bei Emys drei Reihen zählt, nämlich eine laterale, eine dorsale und eine ventrale. Sie giebt nämlich an, dass die beiden Hauptstämme, in welche sich jeder mediale Ast in der entwickelten Lunge teilt, gesondert für sich auf dem Stammbronchus angelegt werden, und dass diese erst sekundär eine gemeinsame Mündung erhalten, weshalb die Verfasserin dieselben als verschiedene Seitenäste aufstellt. Leider stützt sie ihre Angabe nicht durch überzeugende Abbildungen. Die embryonalen Lungen, die ich untersucht habe, haben sich freilich nicht in einem hinreichend weit vorgeschrittenen Stadium befunden, um ein Unterscheiden zu gestatten, in welcher Weise die in Frage stehenden Seitenäste angelegt werden. Doch wage ich es zu bezweifeln, dass Fanny Moser die Längs- und Querschnitte, welche sie zu ihrer Ansicht geführt, vollkommen richtig gedeutet hat. Ich stütze mich hierbei auf die Deutung, welche sie von einem Querschnitt durch den kranialen Teil einer embryonalen Emyslunge gegeben hat. Der Schnitt zeigt den Stammbronchus und drei Seitensprossen quergeschnitten. Von diesen Sprossen sagt Fanny Moser, dass sie „alle drei in direkter Kommunikation mit dem Bronchus fand, somit alle drei Knospen des letzteren“. Ob alle

drei in direkter Kommunikation mit dem Bronchus stehen oder nicht, beruht natürlich darauf, wie weit sich der Querschnitt des Bronchus streckt. Und dies an der Hand eines einzigen Querschnittes zu entscheiden, kann schwer, ja fast unmöglich, sein. Die Wachsmodelle, die ich sowohl von Emys- wie Chrysemyslungen angefertigt habe, zeigen indessen offenbar, dass Fanny Moser einen allzu grossen Teil des Lumens zum Stammbronchus gehörig rechnet. Nur die laterale Knospe steht mit dem Bronchus in direkter Verbindung, die zwei anderen sind sekundäre Knospen, welche von der lateralen ausgehen. Von diesen ist die ventrale auf den von mir angefertigten Modellen anzutreffen (Fig. 18 u. 19, s. k.). Fanny Mosers erster dorsaler und erster ventraler Seitenbronchus entsprechen also den beiden grösseren Nebenästen, die in der entwickelten Lunge nach Milanis und meinen Beobachtungen von dem ersten lateralen Seitenbronchus ausgehen, und die ebenfalls als Seitenknospen auf diesem angelegt werden. Was die übrigen ventralen und dorsalen Seitenbronchien Fanny Mosers betrifft, so berechtigen ihre Abbildungen nicht zu dem von ihr gezogenen Schluss, dass diese Äste jeder für sich selbständig angelegt würden. Aus diesem Grunde und darum, weil die beiden Äste bei der entwickelten Lunge faktisch einen gemeinsamen, obschon kurzen, Stamm haben, meine ich, dass kein Grund für die Behauptung vorliegt, dass sie bei ihrem ersten Auftreten völlig getrennt sind.

Wenn auch nicht gerade ein Beweis für einen gemeinsamen Ursprung, so doch eher ein Grund für als gegen die Annahme eines solchen ist der Umstand, dass, wie aus Fig. 23, Taf. 25 zu ersehen ist, bei Seeschildkröten die Seitenäste des Stammbronchus hauptsächlich in nur zwei Reihen angelegt werden. Die Figur zeigt das Aussehen des Bronchialbaumes bei einem 12 mm langen Cheloneembryo. Die beiden Lungen sind in hohem Grade asymmetrisch. Ob dies bei dem in Rede stehenden

Exemplar eine Abnormität oder ob es eine konstant auftretende Erscheinung ist, muss ich dahingestellt sein lassen. Milani gemäss sind die Lungen bei entwickelten Chelonen symmetrisch gebaut.

Die Bronchien gehen von der dünnen Trachea unter einem sehr spitzen Winkel ab (Fig. 22, Taf. 26). Nach einem kurzen Verlauf in unmittelbarer Nähe voneinander in dorso-kaudaler Richtung weichen sie plötzlich voneinander ab. Der rechte begiebt sich geraden Weges nach der dorso-lateralen Seite, macht bei der Abgangsstelle der ersten Seitenbronchien eine fast winkelrechte Biegung und setzt unter schwach S-förmiger Biegung nach dem kaudalen Ende der Lunge fort. Der linke geht in dorso-kaudaler Richtung im Bogen um den Darm. Im kaudalen Ende zeigt er eine neue Biegung mit dorsaler Konvexität, wodurch die Spitze einen rein kaudalen Verlauf erhält.

Die primären Seitenbronchien, welche die Form von schmalen Röhren haben, gehen hauptsächlich in zwei Reihen vom Stammbronchus ab: auf der rechten Seite eine laterale und eine mediale Reihe, auf der linken eine ventrale und eine dorsale.

In der rechten Lunge sind sieben laterale Seitenbronchien angelegt (Fig. 22, l_{I}—l_{VII}). Je mehr kranialwärts diese sitzen, desto reichlicher sind sie verzweigt. Alle sind sie mit Ausnahme des kaudalsten in einen kaudalen und einen kranialen Hauptast geteilt. Ausserdem sind die am kranialsten liegenden Seitenbronchien mit kleineren dorsalen und ventralen Nebenästen versehen. Die medialen Seitenbronchien sind elf an der Zahl (Fig. 23, m_{I}—m_{XI}). Von diesen sitzen die fünf kaudalen mitten vor je einem der fünf letzten lateralen Seitenbronchien, die sechs kranialen entsprechen den zwei ersten lateralen. Der kranialste der medialen Seitenbronchien ist der erste Ast, welchen der rechte Stammbronchus überhaupt aussendet. Die medialen Seitenbronchien, welche nach dem kaudalen Ende des Stamm-

bronchus an Grösse abnehmen, teilen sich im allgemeinen in einen dorsalen und einen ventralen Ast.

In der linken Lunge (Fig. 24, Taf. 27) nimmt auch die Verzweigung der Seitenbronchien mit deren Entfernung von der kaudalen Spitze des Stammbronchus ab. Die ventralen Seitenbronchien sind neun an der Zahl und teilen sich in je einen kranialen und einen kaudalen Ast (Fig. 23 u. 24, v_{I}—v_{IX}). Ausserdem schicken die kranialsten von ihnen laterale und mediale Nebenäste aus, von denen sich besonders ein lateraler auf jedem Seitenbronchus durch seine Grösse auszeichnet (Fig. 23, s. k.). Er sitzt an der Basis des Mutterastes, dicht am Stammbronchus. (Etwas ähnliches, obwohl nicht so ausgesprochenes, beobachtet man auch auf den lateralen Seitenbronchien der rechten Lunge, wo entsprechende Äste auf der Dorsalseite sitzen.) Die dorsalen Seitenbronchien, deren sieben sind, spalten sich in je einen medialen und einen lateralen Ast (Fig. 23 u. 24, d_{I}—d_{VII}). Die ventralen und dorsalen Seitenbronchien alternieren im allgemeinen so miteinander, dass jeder ventrale Ast kranial vom entsprechenden dorsalen in den Stammbronchus einmündet.

Ausnahmsweise werden indessen auch einzelne kleinere Knospen (höchstens zwei oder drei) auf dem Stammbronchus zwischen den beiden Reihen grösserer Seitenbronchien angetroffen.

Die ventralen Seitenbronchien in der linken Lunge entsprechen offenbar den lateralen in der rechten, die dorsalen in der ersteren den medialen in der letzteren.

Der Verzweigungsmodus des Bronchialbaumes in der in Frage stehenden embryonalen Chelonelunge ist derselbe, welchen Milani bei der entwickelten gefunden hat. Alle Seitenbronchien sind indes noch nicht zur Anlage gekommen.

Was die Weise der Entstehung und weiteren Entwickelung der Äste belangt, so liegt es wohl zunächst offen am Tage, dass diese zum Teil langen und schmalen Gänge von dem röhren-

förmigen Stammbronchus in centrifugaler Richtung herausgewachsen sind, dass also die innere Fläche der Lunge nach dem Prinzip der Knospenbildung vergrössert wird[1]).

1) Dass auch die *Krokodillunge* sich nach diesem Prinzip entwickelt, ist ziemlich gewiss. Leider hat die Embryologie der Krokodillunge von meiner Seite nicht Gegenstand einer näheren Untersuchung werden können, weil mir nur ein einziges Stadium der embryonalen Krokodillunge zur Verfügung gestanden hat. Das in Rede stehende Stadium zeigt die Lunge in einer recht weit vorgeschrittenen Entwickelung. Wie aus Fig. 25 und 26, Taf. 26 zu ersehen ist, besteht die entodermale Lungenanlage aus zwei von der Trachea unter einem Winkel von ca. 45° abgehenden Bronchien, welche kaudalwärts an Umfang zunehmen, um in einiger Entfernung von ihrem kaudalen Ende wieder schmäler zu werden und mit einer ventro-medial gerichteten Spitze zu enden. Der Bronchus (bezw. Stammbronchus) hat, kann man fast sagen, Spindelform mit der weitesten Partie nach dem kaudalen Ende hin. Von den Bronchien gehen mehrere Seitenknospen aus, von denen drei auf jedem Bronchus den übrigen an Grösse bedeutend überlegen sind. Diese drei Knospen sitzen auf der Dorsalseite des Bronchus, die erste an der Grenze zwischen dem zweiten und dritten Fünftel der Entfernung zwischen der Bifurkation der Trachea und dem kaudalen Ende des Stammbronchus, die zweite unmittelbar hinter dem ersten und die dritte in etwas grösserer Entfernung hinter dem zweiten. Sie haben die Form von ausgezogenen Blasen oder kurzen, verhältnismässig weiten Gängen und strecken sich in kranio-lateraler Richtung vom Stammbronchus aus. Ihrem Verlauf nach können sie laterale Knospen genannt werden. (Fig. 25 und 26 l_{I}, l_{II} und l_{III}). Ausser diesen grossen lateralen Knospen giebt es noch einige kleinere. In der linken Lunge sitzt eine solche kleinere Knospe auf der dorso-lateralen Seite des Stammbronchus zwischen l_{II} und l_{III} (Fig. 25 n. k.), und eine andere an der Dorsalseite unmittelbar hinter l_{III} (Fig. 26). Die übrigen gehen von der dorso-medialen Seite des Stammbronchus aus: eine zwischen l_{I} und l_{II}, die übrigen (vier Stück) zwischen l_{II} und l_{III} (Fig. 26). Sie können im Gegensatz zu den drei lateralen mediale genannt werden. Die rechte Lunge zeigt ausser den drei vorher genannten grossen lateralen Knospen nur noch eine auf dem Stammbronchus selbst sitzende Knospe, eine mediale. Diese ist auf der dorsomedialen Seite des Stammbronchus zwischen l_{II} und l_{III} wiederzufinden, hat Blasenform und ist ziemlich voluminös (Fig. 26 m). Sie dürfte den vier medialen Knospen entsprechen, welche sich in der linken Lunge zwischen l_{II} und l_{III} vorfinden. Von der Wurzel von l_{II}, beim Übergange zum Stammbronchus, in der rechten Lunge ragt ausserdem noch eine kleine Knospe hervor, in welcher möglicherweise das Gegenstück zur medialen Knospe zwischen l_{I} und l_{II} der linken Lunge zu suchen ist. Endlich ist in der rechten Lunge noch eine kleine Knospe zu erwähnen, welche an der Wurzel von l_{III} oder vielleicht eher an der Grenze zwischen l_{III} und dem Stammbronchus sitzt (Fig. 26).

Von diesem Stadium allein kann man betreffend die Details bei der Ent-

Die nächste Frage ist die, nach welchem Muster die Knospenbildung erfolgt, ob nach monopodialem oder nach dichotomischem. Für die Beantwortung dieser Frage giebt es gewisse Anhaltspunkte. Der Stammbronchus erstreckt sich auf beiden Seiten ein gutes Stück kaudalwärts von dem zuletzt angelegten Seitenbronchus. Wenn daher die Entfernung zwischen diesem letzteren und dem Seitenspross, der zunächst an der Reihe ist, angelegt zu werden, ungefähr dieselbe werden soll wie zwischen zwei der bereits angelegten Seitenbronchien, was wohl anzunehmen ist, so muss der neue Spross aus der Seite des Stammbronchus und zwar in einiger Entfernung von der eigentlichen Spitze herauswachsen. Ferner ist in beiden Lungen der letzte der schon vorhandenen Seitensprossen, welcher wie eine kleine Warze auf der Seite des Stammbronchus sitzt, ohne Zweifel durch hernieartige Ausbuchtung der Bronchuswand entstanden (Fig. 23, v_{IX}). Daraus folgt, dass der Stammbronchus auf das Stadium der Entwickelung, in welchem sich die in Frage stehende Lunge befindet, monopodial wächst. Und mit aller Wahrscheinlichkeit ist die Wachstumsweise auch auf den vorhergehenden Stadien dieselbe gewesen. Eine solche Annahme stütze ich auf die Thatsache, dass bei Eidechsen und Landschildkröten, wie oben gesagt, der Stammbronchus offenbar ganz besonders in der ersten Zeit an der Spitze ungeteilt wächst und Äste von den Seiten aus entsendet. Aus diesem allen ist man wohl berechtigt, den Schluss zu ziehen, dass die primären Seitenbronchien, welche in der Chelone-

wickelung der Krokodillunge keine Schlüsse ziehen. Gestützt auf dasselbe, lassen sich doch, wie mir scheint, zwei Hauptmomente feststellen:

1. Die Krokodillunge vergrössert ihre Respirationsfläche durch Knospenbildung. 2. Die ersten Knospen werden wahrscheinlich nach monopodialem Muster angelegt. Der Stammbronchus erstreckt sich nämlich ein erhebliches Stück kaudalwärts von der Abgangsstelle der letzten Knospe, und die Form des kaudalen Endes des Stammbronchus lässt vermuten, dass eine dichotomische Spaltung desselben jetzt wenigstens nicht bevorsteht. (Vergl. ausserdem im Zusammenhang hiermit zum Beweis das, was im Haupttext über die Weise der Knospenbildung in der Chelonelunge gesagt wird.)

lunge auf dem in Rede stehenden Stadium entwickelt sind, nicht durch dichotomische Teilung des kaudalen Endes des Stammbronchus, sondern als Auswüchse aus dessen Seiten entstanden sind.

Wenn also die Verzweigungsweise für den Stammbronchus, wenigstens bis die Lunge das in Frage stehende Stadium erreicht hat, ausschliesslich monopodial ist, so scheint dies indessen hinsichtlich des Verzweigungsmodus der primären Seitenbronchien nicht der Fall zu sein. Viele der auf den Seitenbronchien sitzenden Nebenzweige und Knospen, in der Regel diejenigen, welche zuerst sichtbar werden, sind freilich ohne Zweifel aus den Seiten des Mutterstammes herausgewachsen, andererseits aber ist es ebenso gewiss, dass Dichotomie vorkommt, besonders in der Peripherie des Bronchialbaumes. Beispiele davon giebt es an mehreren Stellen. (Fig. 23 u. 24.)

Was die Ordnung betrifft, in welcher die primären Seitenbronchien angelegt sind, so gehen offenbar die lateralen (bezw. ventralen der linken Lunge) vor den medialen (bezw. dorsalen). Auf der rechten Seite ist nämlich der letzte mediale bedeutend kleiner als der entsprechende laterale Spross, und in der linken Lunge haben die zwei letzten ventralen Knospen noch kein Gegenstück auf der dorsalen Seite (Fig. 23). Betreffend die gegenseitige Ordnung zwischen den einzelnen Seitenästen in jeder Reihe deutet der verschiedene Grad, wie sie entwickelt sind, darauf hin, dass sie in akropetaler Folge hervorsprossen.

Obgleich die entwickelten Schildkrötenlungen untereinander recht grosse Verschiedenheiten zeigen, scheinen sie mir doch alle auf eine gemeinsame Urform oder Urtypus zurückgeführt werden zu können, wovon die Entwickelung bei verschiedenen Arten verschiedene Wege eingeschlagen hat.

Oben ist über den Plan berichtet worden, nach welchem die Lunge bei Chrysemys und Emys einerseits und Chelone andererseits gebaut ist. Bloss erstere betreffend ist ein Zusatz

nötig. Von der Dorsalseite der lateralen Seitenbronchien der Chrysemys- und Emyslunge, dicht am Stammbronchus, geht ein Nebenzweig ab, welcher grösser ist als die übrigen sekundären Äste, oder, wie Milani sagt, „es befindet sich (auf erwähnter Stelle) eine ganz besonders grosse und tiefe Alveole, die selbst die grösste der soeben besprochenen an Umfang noch übertrifft. Man könnte sie ihrer Gestalt nach sehr wohl einen kleinen sackartigen Gang nennen.“ Der in Rede stehende sekundäre Bronchus kann nach meinem Dafürhalten dem grossen dorsalen Ast gleichgestellt werden, welcher, wie oben erwähnt worden, von dem ersten lateralen Seitenbronchus ausgeht. Sie haben beide eine entsprechende Lage. Die Ungleichheit besteht nur darin, dass der betreffende Nebenast auf dem ersten Seitenbronchus kräftiger entwickelt ist als auf den folgenden, wie er sich übrigens immer kleiner erweist, je mehr kaudalwärts dessen Mutterast sitzt.

Bei Testudo enthält die Lunge, wie Milani beschreibt, und ich mich auf einem hiesigen Exemplar selbst habe überzeugen können, wie bei Emys drei Reihen Kammern, nämlich eine laterale, eine dorsale und eine ventrale. Während aber bei Emys entsprechende dorsale und ventrale Kammern eine gemeinsame Mündung in den Stammbronchus haben, vereinen sich bei Testudo die laterale und dorsale um eine gemeinsame Öffnung. Oder möchte ich sagen: Die Testudolunge hat teils laterale, teils mediale Seitenbronchien, deren Abgangsstellen vom Stammbronchus doch nicht so, wie der Name besagt, liegen, sondern nach der dorsalen bezw. ventralen Seite verschoben sind. Die lateralen Seitenbronchien teilen sich kurz nach Abgang vom Stammbronchus in zwei grössere Zweige, von denen der eine nach der lateralen Kante, der andere gegen die Dorsalseite der Lunge gerichtet ist.

Man findet also, dass die Seitenbronchien in den drei Lungentypen, von denen hier gesprochen ist, und welche die verschiedenen Gruppen von Schildkrötenlungen repräsentieren, demselben

Vorbild folgen. Um sich die Übereinstimmung zwischen den verschiedenen Formen deutlicher klar zu machen, kann man sich, wie eben gesagt, dieselben aus einem gemeinsamen Grundtypus hervorgegangen denken.

Fig. A bildet einen Querschnitt durch eine solche hypothetische Lunge. Der Stammbronchus entsendet teils mediale, teils laterale Seitenäste. Ein jeder derselben teilt sich gleich nach Abgang vom Stammbronchus in zwei gleich dicke Äste, einen dorsalen und einen ventralen. Dadurch dass diese letzteren sich bei verschiedenen Arten verschieden entwickeln, kommen nun die verschiedenen Lungenformen zu stande.

Also erhalten bei Emys und Chrysemys die beiden Äste der medialen Seitenbronchien ungefähr dieselbe Grösse, wogegen der dorsale Ast der lateralen Seitenbronchien bedeutend hinter dem ventralen zurückbleibt und daher als ein unbedeutender dorsaler Nebenast von diesem erscheint (Fig. B). (Nur hinsichtlich des ersten lateralen Seitenbronchus kommt auch der dorsale Ast zu einer grösseren Ausbildung). Testudo zeigt in gewisser Beziehung ein gegenteiliges Verhältnis zu Emys. Dort entwickeln sich die beiden Äste der lateralen Seitenbronchien kräftig, während von den Ästen der medialen Seitenbronchien nur der ventrale an Grösse zunimmt und den dorsalen als einen Nebenast erscheinen lässt (Fig. C). Bei Chelone geht die Entwickelung der dorsalen und ventralen Äste nach derselben Norm wie bei Emys, anstatt aber die Form von geräumigen sackförmigen Gängen anzunehmen, wachsen sie zu schmalen Röhren aus (Fig. D).

Die grosse Ähnlichkeit zwischen allen Schildkrötenlungen wird also die, dass die primären Seitenbronchien (wenigstens die meisten und grössten) in zwei Reihen vom Stammbronchus ausgehen, und dass sie sich sofort in einen ventralen und einen dorsalen Ast teilen. Der Unterschied besteht darin, dass die Seitenbronchien zu verschiedener Anzahl angelegt werden, dass

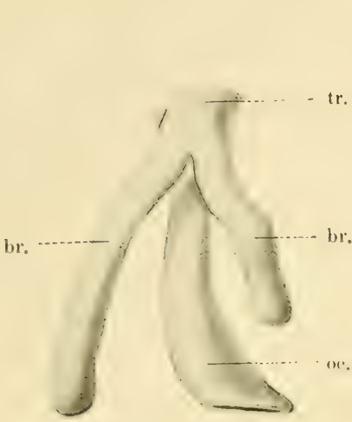


Fig. 20. (66,7/1.)

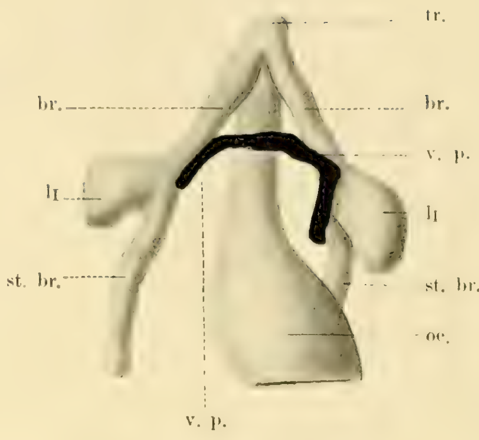


Fig. 21. (44,4/1.)

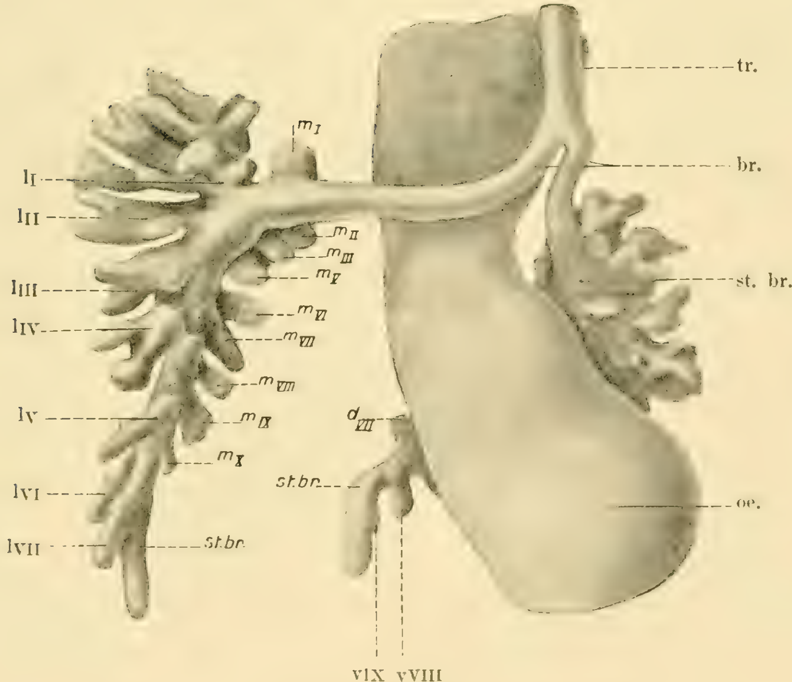


Fig. 22. (27,7/1.)

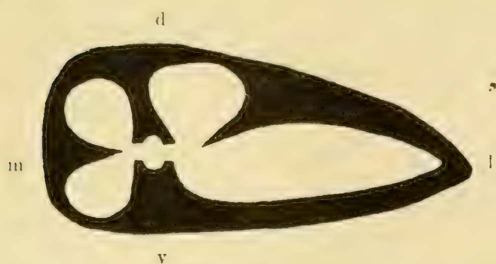


Fig. A.

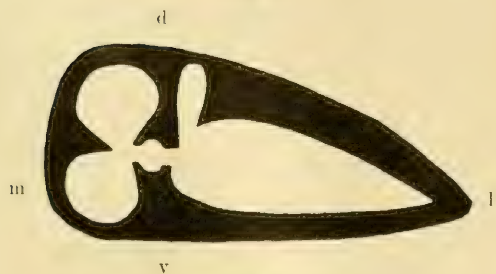


Fig. B.

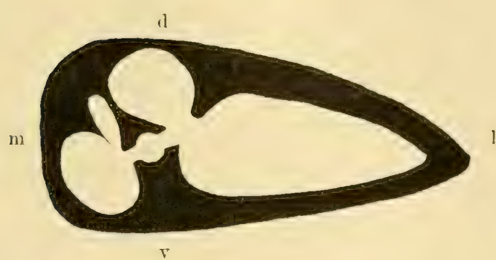


Fig. C.

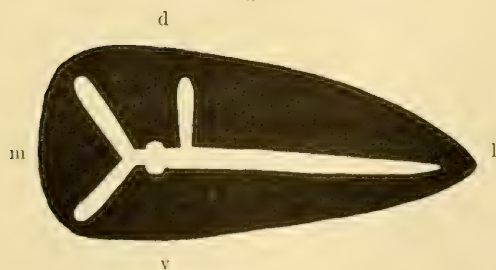


Fig. D.

Textfig. A—D.

Schematische Querschnitte von Schildkrötenlungen; Fig. A von der hypothetischen Grundform, Fig. B von Emys und Chrysemys, Fig. C von Testudo und Fig. D von Chelone. d dorsale, l laterale, m mediale und v ventrale Seite.

sie sich zu verschiedenem Umfang erweitern und dass ihre ventralen und dorsalen Äste sich in verschiedenem Grade entwickeln.

Während bei Amphibien der extrapulmonale Bronchus, wo ein solcher vorhanden ist, zum kranialen Ende der Lunge tritt, verändert sich dieser Umstand bei den Reptilien Schritt für Schritt, indem die Verbindung des Bronchus mit der Lunge immer weiter nach dem kaudalen Ende derselben verlegt wird. Die Lunge wird mit einer kranialen Spitze versehen. Diese Verschiebung der Einmündungsstelle des extrapulmonalen Bronchus steht mit dem Entwickelungsgrade des zuerst angelegten Seitensprosses, der immer in das kraniale Ende der Lunge eindringt, wie mit der Richtung, in welcher dieser Spross weiter wächst, im allernächsten Zusammenhang. Je länger der erste Spross wird, und je weiter kranial er gerichtet ist, desto grösser wird natürlich die Entfernung von der kranialen Lungenspitze bis zur Eintrittsstelle des Bronchus. Was dagegen bedingt, dass die erste Knospe während ihrer Entwickelung einen kranialen Verlauf nimmt, ist eine Frage, welche schwerer zu beantworten ist. Indes dürften hier, wie an so vielen anderen Orten, räumliche Verhältnisse mit hineinspielen, denn die Körperhöhle scheint in ihrer Erweiterung nach vorn vor der Lungenspitze einigen Vorsprung zu haben.

Einleitungsweise wurde erwähnt, dass nach der von altersher herrschenden Vorstellung von der Weise der Entwickelung der Lunge die Ontogenese der Vogel- und Säugetierlunge einen anderen Weg als deren Phylogenese einschlagen sollte. Gegenbaur (1901) schreibt hierüber: „Ontogenese und Phylogenese liegen im Widerstreit. Phylogenetisch sind die respiratorischen Flächen das Erste, und die Luftwege in der Lunge kommen sehr spät zur Sonderung. Ontogenetisch treten die Anlagen der

Luftwege am frühesten auf, und die Entstehung der respiratorischen Partien bildet den Abschluss des ganzen Prozesses." Gegenbaur und mit ihm wohl viele andere sehen in dieser Umkehrung den eigentlichen Kern des Widerspruches. Ersterer giebt auch eine Erklärung zu demselben: Sowohl phylogenetisch als ontogenetisch findet eine Vermehrung des Epithels statt. Aber „da das Organ auf dem Wege der Ontogenese noch von seiner Funktion entfernt ist, tritt auch gerade der diese leistende Teil des Organs erst später hervor, die respiratorischen Räume sind die letzten, die zur Ausbildung gelangen." Daher ist die Ontogenese der Säugetierlunge verkürzt.

Nunmehr, wo wir wissen, dass die Ontogenese der Lunge hinsichtlich des Prinzipes des eigentlichen Entwickelungsprozesses überall dieselbe ist, ist dieser Unterschied zwischen der ontogenetischen und phylogenetischen Entwickelung weggefallen. Es giebt keinen Grund mehr für die Annahme, dass die Lunge in ihrer Phylogenese eine Entwickelung durchgemacht haben sollte, ihrem Wesen nach das völlige Gegenteil zu der, welche sie bei verschiedenen Tierspecies in ihrer Ontogenese durchläuft. Die Ontogenese erweist sich hier, wie im allgemeinen auch anderswo, als eine nur im Detail etwas modifizierte, kurze Rekapitulation der Phylogenese.

Der von Gegenbaur angedeutete Umstand, dass die Respirationsfläche der Lunge phylogenetisch zuerst entsteht, deren Luftwege später, während in der Ontogenese der höher entwickelten Lungen das Gegenteil stattfindet, bildet wohl kaum einen Beweis dafür, dass hinsichtlich der ontogenetischen Entwickelung der Säugetierlunge eine Cänogenese herrscht. Erstlich kann es wohl in Frage gestellt werden, ob die Respirationsfläche in ihrer Entwickelung phylogenetisch vor den Luftwegen kommt. Verhält es sich vielmehr nicht so, dass sie gleichen Schritt miteinander halten? Zweitens muss man die Analogie und Homo-

logie[1]) verschiedener Organe oder Organteile streng unterscheiden. Physiologisch, hinsichtlich der Funktion, können ja zwei Organe oder Organteile einander entsprechen, während sie andererseits embryologisch, hinsichtlich der Herstammung, verschiedene Gebilde darstellen. Und umgekehrt. Wenn man nun den Weg angeben will, den ein Organ während seiner Phylogenese gewandert ist, so muss man wohl als Wegweiser die homologen und nicht die analogen Bestandteile benutzen, die in den verschiedenen Formen, unter welchen sich das betreffende Organ zeigt, angetroffen werden. Hält man nur daran fest, so bietet es nach meinem Dafürhalten keine Schwierigkeiten, die Phylogenese der Lunge mit ihrer Ontogenese in Einklang zu bringen. Vom physiologischen Gesichtspunkt ist allerdings eine Amphibien- oder einfache Reptilienlunge zunächst mit einer Alveole oder einem Infundibulum bei einer Säugetierlunge zu vergleichen. Diese Gebilde aber können keineswegs homologisiert werden. Von diesem Gesichtspunkte aus entspricht, wie ich meine, die einfachste Amphibienlunge dem Stammbronchus der Säugetierlunge.[2]) Die am höchsten entwickelte Lunge nimmt also phylogenetisch ihren Ursprung aus einer Bildung, die auch ontogenetisch ihre erste Anlage bildet, und das Ziel wird in beiden Fällen auf dem Wege der Knospenbildung erreicht. Dass diese Gebilde, die in dem einen oder anderen Falle den Ausgangspunkt bilden, nicht physiologisch gleichwertig bei dem lebenden Organ sind, nicht dieselbe Funktion erhalten, hat meiner Ansicht nach bei einem Vergleich zwischen der phylogenetischen und ontogenetischen Geschichte der Lunge nicht die geringste Bedeutung.

1) Zwei Organe sind analog, wenn sie dieselbe Funktion haben, homolog, wenn sie dieselbe Herstammung haben.

2) Hinsichtlich der Homologisierung zwischen verschiedenen Lungen oder Lungenteilen herrscht unter den Autoren keine Einigkeit. Oppel z. B. nimmt an, dass einfache und zusammengesetzte Lungen in toto insofern homologe Bildungen sind, als sie alle zusammen ursprünglich aus einem Teil des Vorderdarmes entstehen, welchem die Eigenschaft zukommt, respiratorisches Epithel zu bilden.

Zusammenfassung.

Die entodermale Lungenanlage zeigt sich bei Reptilien erst in der Form einer Falte, welche unmittelbar kaudalwärts von der letzten Kiementasche aus dem Vorderdarme herausbuchtet (Figg. 1 u. 2, Taf. 19; Fig. 15, Taf. 24). Die Falte wird in kaudo-kranialer Richtung vom Darme abgesondert. Von deren kranialem Teil wird die Trachea, von deren kaudalem die Bronchien gebildet (vgl. Figg. 4 u. 6, Taf. 19; Figg. 15 u. 17, Taf. 24).

Sowohl die Trachea wie die Bronchien wachsen zu engen Röhren aus (Figg. 5 u. 6, Taf. 19; Fig. 14, Taf. 23; Figg. 15, 16 u. 17, Taf. 24; Fig. 20, Taf. 26). Die Bronchien haben dabei zuerst eine überwiegend dorso-laterale Richtung, erhalten aber später zufolge räumlicher Verhältnisse einen mehr mit der Mittellinie des Embryos parallelen Verlauf (vgl. Figg. 5 u. 8, 14 u. 16).

Bei den Eidechsen beginnen die Bronchien, wenn sie eine gewisse Entwickelung erreicht haben, gleichzeitig wie sie an Länge zunehmen, auch umfangsreicher zu werden (Fig. 7, Taf. 20). Die Erweiterung macht sich später vor allem auf der lateralen Seite bemerkbar, erstreckt sich aber nur zu einem gewissen Punkte der Bronchien; kranialwärts davon behalten diese ihr röhrenförmiges Aussehen (Figg. 8, Taf. 20 u. 9 Taf. 21). Dadurch tritt eine besonders auf der lateralen Seite scharf markierte Grenze zwischen dem extrapulmonalen Bronchus und der künftigen Lunge ein. (Bei Arten, wo ein extrapulmonaler Bronchus fehlt, trifft diese Erweiterung den ganzen Bronchus.)

Die Lunge hat also nach der Erweiterung anfänglich die Form eines schlichtwandigen Sackes, des primitiven Lungensackes. Die Lungenanlage besteht daher in diesem Entwickelungsstadium aus: 1. einer langen, engen Trachea, 2. zwei unter ziemlich spitzem Winkel von der

Trachea ausgehenden, ebenfalls engen Bronchien und 3. zwei geräumigen primitiven Lungensäcken (Fig. 8, Taf. 20).

Nachdem diese letzteren eine gewisse Grösse erreicht haben, beginnt deren innere Fläche dadurch kompliziert zu werden, dass gewisse Partien der Wand in centrifugaler Richtung schneller wachsen als andere. Also nach dem Prinzip der Knospenbildung (Fanny Moser 1902).

Die Knospenbildung nimmt im kranialen Teile des primitiven Lungensackes (= des Stammbronchus) ihren Anfang und schreitet allmählich nach dessen kaudalem Ende fort. Die erste Knospe, welche angelegt wird, bildet die kraniale Spitze der Lunge (Figg. 9 u. 10 dI, Taf. 21). Nach diesem ersten Ast kommen fast gleichzeitig oder wenigstens mit sehr kurzen Zwischenräumen eine ganze Menge Sprossen rings um den primitiven Lungensack hervor (Figg. 10, Taf. 21 u. 11, Taf. 22).

Die aus dem primitiven Lungensack auf diese Weise hervorwachsenden Sprossen vergrössern sich und treiben in ihrer Ordnung sekundäre Sprossen, diese tertiäre u. s. w., bis die Lunge ihr definitives Aussehen erhält (Figg. 12, Taf. 22 u. 13, Taf. 23).

Was besonders Tarentola anbelangt, so nehmen einige Knospen, die in einer längs der Dorsalseite des Stammbronchus laufenden Reihe aufeinander folgen, wegen ihrer bedeutenden Grösse im Verhältnis zur Mehrzahl der übrigen Sprossen besonders die Aufmerksamkeit in Anspruch (Fig. 11, Taf. 22). Diese letzteren sitzen anfangs in transversalen Reihen, welche mit den dorsalen Sprossen alternieren (Figg. 10 u. 11, v. tr.).

Von den auf dem Stammbronchus sitzenden Knospen werden wenigstens die ersten (und übrigens auch die meisten) durch Ausstülpungen von den Seiten des Stamm-

bronchus, also durch eine monopodische Entstehungsweise, gebildet (Figg. 9 u. 10). Zuletzt kommen doch Knospen auch am Ende des Stammbronchus hervor; dieses teilt sich in zwei (oder mehrere) Abteilungen: folglich später auch eine diko- (bezw. polytomische) Verzweigung. Ein ähnliches Verhalten zeigt jede der grossen dorsalen Knospen bei Tarentola. Anfangs wachsen diese mit ihren Enden ungeteilt und senden sekundäre Knospen von den Seiten aus. Später spalten sie sich an den Enden (vgl. Figg. 11, dIII u. 13, dIII).

Hinsichtlich der Ordnung, in welcher die monopodisch angelegten Knospen entstehen, so gehen die grossen dorsalen Sprossen den übrigen voran (vgl. Figg. 10 u. 11). Übrigens ist die Reihenfolge der Entstehung wahrscheinlich akropetal[1]) einerseits zwischen den grossen dorsalen Knospen untereinander, andererseits zwischen den transversalen Reihen. Alle Knospen in derselben Transversalreihe kommen ungefähr gleichzeitig hervor.

In den „zweikammerigen" Eidechsenlungen ist die kraniale Abteilung nichts anderes als der zuerst angelegte Seitenast, während die kaudale die direkte Fortsetzung des extrapulmonalen Bronchus bildet und also allein den Stammbronchus repräsentiert.

Während bei den Eidechsen der Stammbronchus sich zu einem sackförmigen Gebilde erweitert, bleibt er bei den Schildkröten (und auch den Krokodilen) ein Rohr von verhältnismässig kleinem Umfang (Figg. 18 u. 19, Taf. 25), ausser an dem kaudalen Ende selbst, welches ein geräumigeres Lumen erhält.

Die engen Bronchien erreichen eine bedeutende Länge, bevor die entodermale Anlage kompliziert zu werden beginnt (Fig. 20, Taf. 26). Die Komplikation schreitet auch bei Schildkröten (und Krokodilen) ausschliesslich auf dem Wege

[1]) Siehe Anm. Seite 250.

der Knospenbildung fort (Fanny Moser 1902). Sie giebt sich zuerst dadurch zu erkennen, dass gewisse Partien der Bronchuswand sich hernieartig ausbuchten, dass also Knospen aus den Seiten des Stammbronchus herauswachsen (Figg. 18 u. 19, Taf. 25; 21 u. 22, Taf. 24; 23 u. 24, Taf. 25; 25 u. 26, Taf. 26).

Während der ersten Stadien der Entwickelung werden also neue Knospen ausschliesslich nach monopodischem Muster angelegt. Später kommt indes (wie bei Eidechsen) auch Dichotomie vor. (Vgl. Figg. 18, 19, 21, 23 u. 24.)

Die auf dem Stammbronchus sitzenden Knospen werden in der Mehrzahl in zwei Reihen angelegt und zwar in einer lateralen und einer medialen. Die Äste der lateralen Reihe haben vor denen der medialen in der Entwickelung einen Vorsprung (Figg. 19, 22 u. 23). Die einzelnen Knospen treten innerhalb jeder Reihe wahrscheinlich in akropetaler Ordnung hervor.

Was besonders Chrysemys betrifft, so werden die zwei lateralen Äste vor den beiden medialen sichtbar (vgl. Figg. 18 u. 19). Der grosse ventrale Nebenast des ersten lateralen Seitenbronchus ist der zweite Ast in der Anlage (Fig. 18, s. k.).

Die auf dem Stammbronchus angelegten Knospen vergrössern sich bei den Landschildkröten (einschliesslich Sumpfschildkröten) zu voluminösen Blasen (Figg. 18, 19 u. 21), welche später zu weiten Gängen in der Länge ausgezogen werden. Jeder derartige ist mit einer einfachen Eidechsenlunge zu vergleichen. Die Komplikation seiner inneren Fläche schreitet in der Hauptsache wahrscheinlich auf dieselbe Weise fort wie die der Eidechsenlunge und beginnt an der Basis des Seitenbronchus.

Zufolge räumlicher Verhältnisse in Verbindung mit einem Bestreben des Bronchialbaumes, die Re-

spirationsfläche zu vergrössern, ohne den totalen Umfang der Lunge grösser zu machen, werden bei Landschildkröten die auf den Seitenbronchien sitzenden Nebenäste auf gewissen Seiten der Seitenbronchien kräftiger entwickelt als auf anderen.

Bei den Seeschildkröten wachsen die Knospen des Stammbronchus zu schmalen Gängen aus (Figg. 22—24), welche sich nur an den Enden etwas erweitern. Die von diesen Seitenbronchien ausgehenden sekundären Äste nehmen gleichfalls Rohrform an.

Das Epithel ist anfänglich hohes, wahrscheinlich einschichtiges Cylinderepithel. Hand in Hand mit der Erweiterung der Trachea und der Bronchien nehmen die Zellen in der Höhe ab und werden breiter, entweder als eine Ursache der Erweiterung oder als eine Folge derselben. An der Spitze der Knospen ist das Epithel oft etwas höher als auf anderen Stellen.

Die Trachea nimmt in der ersten Zeit nicht nur durch das Entstehen neuer Zellen, sondern wahrscheinlich auch durch Umlagerung vorher vorhandener an Länge zu. Die Folge davon wird eine Verengerung der Luftröhre, welche sogar dahin geht, dass das Lumen der Trachea in einer gewissen Periode der Entwickelung stellenweise geradezu verschwindet (vgl. Figg. 14 u. 18). Übrigens scheint die Trachea, wenigstens anfänglich, in ihrem kranialen Ende rascher zu wachsen als in ihrem kaudalen.

Die mesodermale Lungenanlage richtet sich in der Form nach der entodermalen. Sie bildet folglich zwei in die Körperhöhle herausreichende Ausbuchtungen, welche zum grössten Teile durch je einen Rezess (Recessus pneumato-entericus, Broman) von dem Darm getrennt sind (Figg. 27—29, Taf. 29). Die Lunge ist ursprünglich frei; ihre Fixation ist eine sekundäre Erscheinung, die laut Broman (1904) ganz einfach durch Festlötung aneinander liegender Flächen zu stande kommt. Die Lungen-

wand nimmt während der Entwickelung an Dicke ab, indem das Bindegewebe nicht in demselben Verhältnis weiter wächst wie die gesamte Lunge (Fanny Moser 1902).

Bei den Landschildkröten giebt sich die Entwickelung eines Seitenbronchus im Inneren der Lunge in ihrer äusseren Form als eine von der Oberfläche ausbuchtende, aufgetriebene Partie zu erkennen. Durch die Längenzunahme der Seitenbronchien in transversaler Richtung wird der transversale Durchmesser der Lunge im Verhältnis zum longitudinalen allmählich vergrössert.

Die Lungenarterien verlaufen eine auf jeder Seite von und ungefähr parallel mit der Trachea, um sich auf die Dorsalseite der Stammbronchien zu legen (Figg. 10, 12, 16, 18 u. 19 a. p.). Ihr Verhalten zu dem zuerst angelegten Seitenspross ist bei verschiedenen Arten ungleich. Bei einigen Arten gehen sie auf der lateralen, bei anderen auf der medialen Seite des erwähnten Sprosses hin (Figg. 10, 12 u. 19). Zufolge des verschiedenen Wachstumes angrenzender Organe, wodurch deren gegenseitige Lage verändert wird, kreuzen die Arterien bei dem entwickelten Tiere die Bronchien auf der lateralen Seite. Die Venen gehen mit einem gemeinsamen Stamm vom Herzen aus und ziehen nach der Ventralseite der Bronchien (Figg. 10, 12, 13, 18, 19, 21 u. 25 v. p.).

Obgleich die Schildkrötenlungen untereinander recht grosse Verschiedenheiten zeigen, erweisen sie sich doch alle nach demselben Grundplan aufgebaut. Die Lunge wird nämlich in allen den verschiedenen Formen von einem Stammbronchus durchsetzt, welcher in zwei Reihen Seitenbronchien aussendet. Jeder Seitenbronchus teilt sich kurz nach dem Abgang in einen dorsalen und einen ventralen Ast. Die verschiedenen Lungentypen entstehen dadurch, dass die Seitenbronchien in verschiedener Zahl angelegt werden, dass sie sich zu verschiedenem Umfang erweitern

und dass ihre ventralen und dorsalen Äste sich in ungleichem Grade entwickeln (vgl. die Textfiguren S. 283).

Die kranio-kaudale Verschiebung der Einmündungsstelle des extra-pulmonalen Bronchus in die Lunge, welche allmählich von den niederen zu den höheren Reptilien verfolgt werden kann, wird von dem Entwickelungsgrad und der Richtung des zuerst angelegten Seitenbronchus bedingt, der stets im kranialen Ende der Lunge anzutreffen ist. Je länger dieser Seitenbronchus wird, und je mehr kranialwärts er gerichtet ist, desto grösser wird die Entfernung von der kranialen Lungenspitze bis zur Eintrittsstelle des Bronchus.

Die einfachste Amphibienlunge entspricht dem Stammbronchus der höher organisierten Lungen, und die Ontogenese der Lunge einer Tierspezies ist als eine im Detail modifizierte, kurze Rekapitulation ihrer Phylogenese zu betrachten.

Bemerkungen über die Wachstumsweise des Bronchialbaumes.

Die Frage, in welcher Weise die in der Entwickelung begriffene embryonale Lunge die Anzahl ihrer Bronchien vermehrt, oder mit anderen Worten nach welchem Gesetz neue Äste angelegt werden, ist in den letzten Jahren von verschiedenen Seiten zur Behandlung aufgenommen worden. Die Säugetierlunge hat dabei fast ausschliesslich als Untersuchungsobjekt gedient. Die Reptilien- und Amphibienlungen sollen ja der allgemeinen Auffassung nach in ihrer Entwickelung einen ganz anderen Weg gehen, weshalb von ihnen weder Auskünfte noch Anhaltspunkte zu erwarten waren. Folglich hat man sich damit begnügt, nur an den höher organisierten Lungen Beobachtungen zu machen und an der Hand dieser das Gesetz festzustellen, nach welchem sich der Bronchialbaum verzweigt. Die verschiedenen Forscher sind indes nicht zu übereinstimmenden Resul-

taten gekommen; im Gegenteil giebt es nahezu ebenso viele verschiedene Ansichten wie Forscher auf diesem Gebiete.

Der Streit hat in erster Linie der Frage gegolten und gilt auch fortfahrend noch, ob neue Äste dadurch zu stande kommen, dass vorher existierende sich dichotomisch an ihrem Ende spalten, oder auf die Weise, dass Knospen aus den Seiten der vorher bestehenden Äste herauswachsen, während das Ende derselben selbst, die sogenannte „Endknospe", fortfährt, ungeteilt zu wachsen. Ferner haben die Verteidiger der Dichotomie sich nicht einigen können, ob diese äqual ist, d. h. ob die durch die Spaltung entstandenen Äste von derselben Grösse sind, oder inäqual, d. h. ob der eine Ast grösser als der andere wird und dadurch die direkte Fortsetzung des Mutterstammes zu bilden scheint. Die Anhänger der Monopodie dagegen sind betreffend den Anteil der Endknospe in der Produktion neuer Seitenknospen verschiedener Meinung, ob also die Seitenknospen mit oder ohne Teilnahme der Endknospe angelegt werden. Während einige Autoren dafürhalten, dass der Bronchialbaum von Anfang bis Ende seiner Entwickelung nur einer von allen diesen Weisen folgt, sind andere der Ansicht, dass neue Äste in verschiedenen Stadien der Entwickelung nach verschiedenen Mustern gebildet werden. So giebt es, laut einer in Hauptsache von Narath (1901) gemachten Zusammenstellung, Fürsprecher für: 1. Monopodie, ohne dass die Endknospe an der Knospenbildung teilnimmt, 2. Monopodie mit Knospenbildung ausschliesslich von der Endknospe aus, 3. Monopodie nur für die drei ersten Seitenbronchien, dann aber äquale Dichotomie. 4. Monopodie ohne Beteiligung der Endknospe an der Knospenbildung für den Stammbronchus, für die Seitenäste dagegen sowohl Monopodie wie äquale und inäquale Dichotomie, 5. inäquale Dichotomie und daneben monopodialer Ursprung für einige Bronchien des Stammbronchus, 6. Dichotomie ausschliesslich, und zwar entweder äqual oder inäqual.

Vorstehendes bezieht sich nur auf die Verzweigung des

Bronchialbaumes bei Säugetieren. Über das Verhalten bei den übrigen Tierklassen hat sich nur Fanny Moser (1902) geäussert. Sie spricht ihre Ansicht dahin aus, meiner Meinung nach jedoch ohne sie genügend zu begründen, dass die Monopodie in der ganzen Reihe, also bei Amphibien, Reptilien, Vögeln wie Säugetieren, allein herrscht.

Nachdem es sich nun gezeigt hat, dass die Komplikation der inneren Lungenfläche sowohl onto- wie vermutlich auch phylogenetisch auf dem Wege der Knospenbildung fortschreitet, ist ja anzunehmen, dass die Ontogenese der Lunge bei den niederen Wirbeltieren, speziell den Reptilien, dazu beitragen wird, den Ausschlag zu geben zwischen den sich widersprechenden Ansichten, welche betreffs der Weise der Verzweigung des intrapulmonalen Kanalsystemes bei den Wirbeltieren im allgemeinen herrschen. Von der Untersuchung an Reptilienlungen, deren Resultat oben mitgeteilt worden ist, gehen einige Thatsachen hervor, welche meiner Meinung nach geeignet sind, auch die Ontogenese der Säugetierlunge in eine bessere Beleuchtung zu stellen.

Was zunächst die Hauptfrage anbelangt: Monopodie oder Dichotomie, so ist es ja, wie aus dem Vorhergehenden zu ersehen ist, ausser allem Zweifel, dass bei niederen wie bei höheren Reptilien die ersten Äste aus dem Stammbronchus monopodial angelegt werden. Tarentola, Anguis, Chrysemys u. a. zeigen dies unzweideutig. Die Bronchien haben eine ansehnliche Länge erreicht, bevor noch Seitenäste auftreten, und wenn die erste Knospe sichtbar wird, tritt sie aus der Seite des Bronchus hervor, und zwar in einer bedeutenden Entfernung von dessen kaudalem Ende. Auch die nächstfolgenden Seitenbronchien werden in derselben Weise angelegt. Von einer Dichotomie kann im Anfang nicht die Rede sein (Figg. 9, 10, 18, 19, 23 u. 26).

Hinsichtlich der Säugetierlunge ist, wie bereits angedeutet,

Monopodie nicht einmal für die ersten Verzweigungen allgemein angenommen. Der Grund zu den ungleichen Ansichten ist, abgesehen davon, dass einige Forscher die auf älteren Stadien gemachten Beobachtungen ohne nähere Untersuchung auch auf die frühesten angewandt haben, in der geringen Länge zu suchen, die der Stammbronchus erreicht hat, wenn er seine erste Knospe entsendet, zufolge dessen diese natürlich ziemlich nahe am Ende des Bronchus sitzt und das Aussehen erhält, durch Spaltung der Bronchusspitze entstanden zu sein.

Indes wird bei Reptilien die Entfernung zwischen den neu angelegten Knospen und dem kaudalen Ende des Stammbronchus auf späteren Embryonalstadien immer geringer (vgl. Figg. 9, 10 u. 11). Die Knospen nehmen in der Anzahl schneller zu, als der Bronchus in die Länge wächst. Die Folge wird die, dass die Knospen endlich die Spitze des Bronchus sozusagen eingeholt haben: die letzte Knospe sitzt in einem gewissen Stadium am Ende des Bronchus, und es kann schwer zu entscheiden sein, ob man sie durch Herauswachsen aus der Seite des Rohres oder durch Zweiteilung von dessen Spitze entstanden betrachten soll (vgl. Fig. 11, st. k. u. d_{XI}). Dies gilt auch von vielen der Seitenbronchien. Die grossen dorsalen Äste bei Tarentola und ebenso die primären Seitenbronchien bei Chelone schicken von den Seiten Äste aus, welche zweifelsohne monopodialen Ursprung haben, zugleich aber sind sie auch an der Spitze gespalten (vgl. Figg. 13, 23 u. 24).

Während also die Monopodie in den ersten Entwickelungsstadien allein vorkommt, ist doch in späteren Stadien die Dichotomie (bezw. Polytomie) nicht ausgeschlossen. Und der Unterschied zwischen der einen und der anderen Verzweigungsweise scheint mir kaum von prinzipieller Natur zu sein. Denn dadurch, dass das Längenwachstum der Äste nicht proportional zur Vermehrung der Anzahl ihrer Knospen ist, geht die Monopodie allmählich in Dichotomie über. In beiden Fällen werden ja

durch eine schnelle Proliferation von Zellen auf einem begrenzten Gebiete des Bronchus, d. h. durch die Thätigkeit eines Neubildungscentrums, Knospen gebildet. Wenn nun die Entfernung zwischen diesem letzteren und dem kaudalen Ende des Bronchus mit jeder neuen Knospe vermindert wird, so fällt das Seitenäste erzeugende Neubildungscentrum zuletzt mit der in der Spitze liegenden Wachstumszone des Mutterastes zusammen. Hierdurch wird natürlich die Anlegungsweise, die ursprünglich monopodial ist, zuletzt dichotomisch, und die Dichotomie wird also nur ein Ausdruck dafür, dass das Neubildungscentrum der Seitenäste auf seiner Wanderung nach dem kaudalen Ende des Mutterastes den letzten Schritt gethan hat. Also besteht zwischen Monopodie und Dichotomie nur ein gradueller, aber kein wesentlicher Unterschied, und es würde daher kein Erstaunen hervorrufen dürfen, wenn in der Architektur des Bronchialbaumes sowohl die eine wie die andere Weise zur Anwendung gekommen ist.

Dass, nachdem die Anlegungsweise dichotomische Form angenommen hat, der eine Ast, entsprechend den monopodial herausgekommenen Tochterästen, fortfahrend kleiner bleiben kann als der andere, der Mutterast, oder dass er dieselbe Grösse wie dieser erreichen kann, bietet wohl auch nicht Veranlassung genug, zwischen inäqualer und äqualer Dichotomie einen scharfen Unterschied zu machen.

Die Antwort auf die Frage, ob die Endknospe, wenn der Seitenast sich nach monopodialem Muster entwickelt, die Produktionsstelle der neuen Knospen bildet oder nicht, ist natürlich, wie Narath (1901) auch bemerkt, in erster Linie von der Definition abhängig, die man von dem Begriffe „Endknospe“ giebt. Im allgemeinen haben die Autoren es unterlassen, eine solche Definition zu geben. Die meisten aber dürften damit nur das äusserste Ende eines Astes meinen. Narath ist der einzige, welcher den Begriff näher präzisiert hat, indem er unter der End-

knospe den ganzen Teil eines Bronchus meint, welcher sich peripher von dessen letztem, deutlich angelegten Seitenast befindet. Hierin liegt, wie Narath selbst sagt, die Erklärung zu dem Meinungsunterschiede, der in Bezug auf die Rolle der Endknospe zwischen ihm und D'Hardiviller (1896) herrscht.

Es lässt sich indes in Frage ziehen, ob Naraths Definition glücklich gefunden ist, oder ob sie überhaupt berechtigt ist. Er hat freilich nur die Säugetierlunge untersucht, wo sich stets ein Ast nur ein verhältnismässig kurzes Stück peripher von seinem letzten Spross erstreckt, wodurch dieses Stück mehr oder weniger das Aussehen einer Knospe erhalten kann. Warum aber gerade dieses ganze Stück Knospe nennen? Warum nicht ebenso gut z. B. das halbe? Den Begriff Endknospe so aufzufassen, wie Narath dies gethan, muss etwas gekünstelt erscheinen. Und dann auf Grund dieser Definition anderen entgegengesetzten Ausserungen gegenüber zu erklären, dass es die Endknospen sind und nur diese, welche neue Seitenknospen produzieren, heisst wohl nur Streitfragen schaffen, wo solche sonst fehlen würden. Mit Naraths Definition erhält die Frage zwar eine andere, tiefere Bedeutung, nämlich die, ob ein neuer Zweig immer distal von den vorhergehenden angelegt wird, oder ob das zwischen zwei vorher gebildeten Ästen liegende Stück eines Bronchus Knospen produzieren kann. Warum aber die Frage dann nicht vom ersten Augenblick auf diese Weise formulieren? Die verschiedenen Ansichten wären dann zum grossen Teil ausgeglichen.

Dass Naraths Definition der Bezeichnung „Endknospe“ ungeeignet ist, und dass ihr nicht gut allgemeine Verwendbarkeit beigemessen werden kann, zeigt deutlich die ontogenetische Entwickelung der Lunge bei Reptilien. Denn, um ein Beispiel zu nehmen, das lange, enge Rohr, welches bei Chrysemys oder Emys nach Entstehung des ersten Seitenastes, kaudal von diesem Ast, die Fortsetzung des Bronchus bildet, Knospe zu

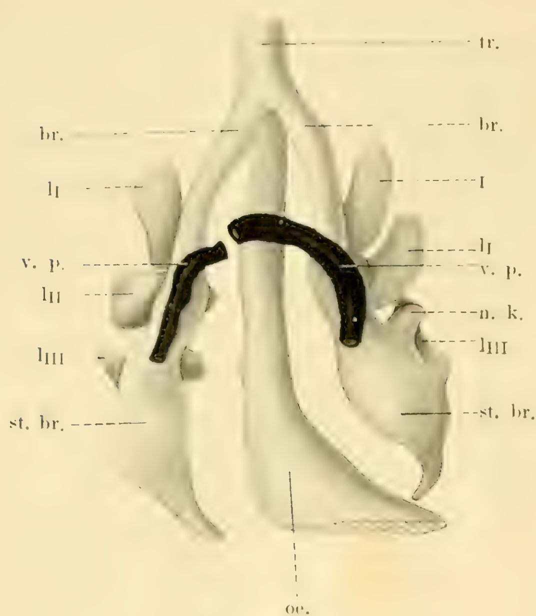

tr.
br.
br.
l_I
I
l_I
v. p.
v. p.
l_II
n. k.
l_III
l_III
st. br.
st. br.
oe.

Fig. 25.

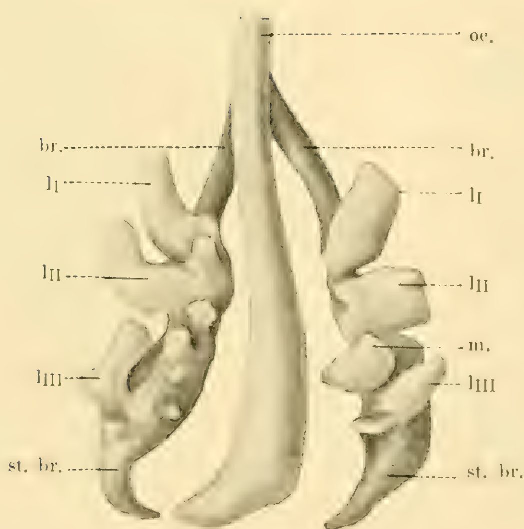

oe.
br.
br.
l_I
l_I
l_II
l_II
m.
l_III
l_III
st. br.
st. br.

Fig. 26.

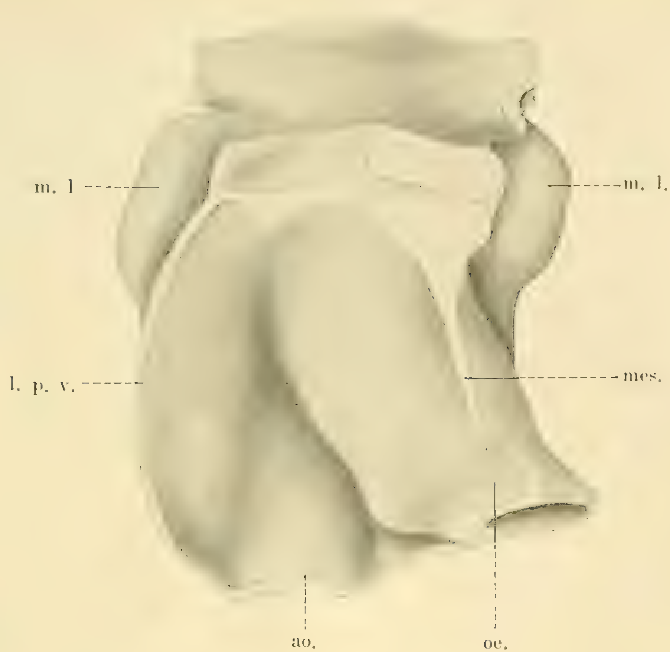


Fig. 28.

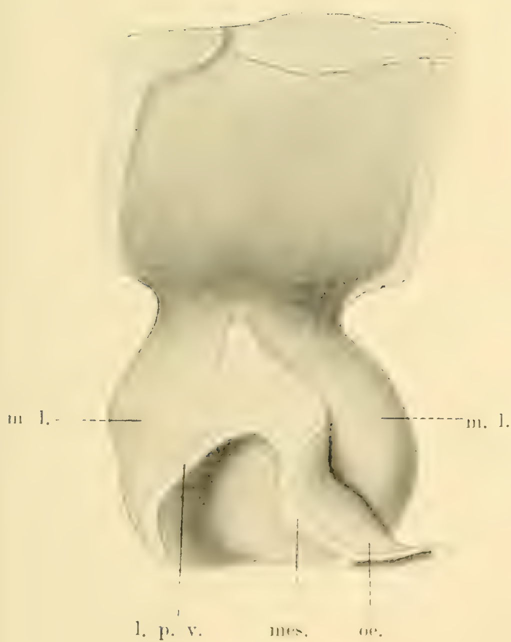


Fig. 27.

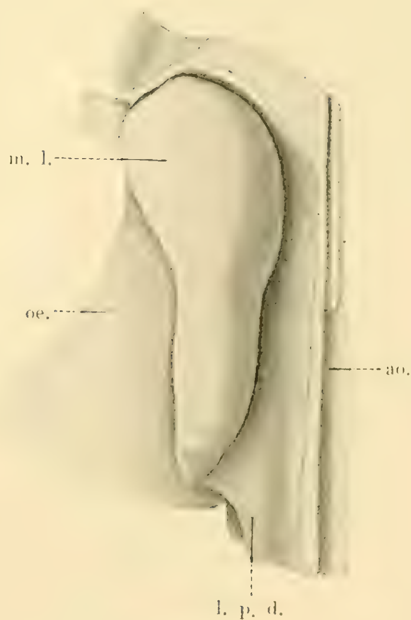


Fig. 29.

nennen, hiesse wohl, wie mir scheint, diesen Begriff verdrehen (Fig. 18, Taf. 25 u. Fig. 21, Taf. 26). Einen Grund dazu, die „Endknospe“ so hoch hinauf gehen zu lassen, kann ich nicht finden.

Andererseits eine Grenze zwischen der Endknospe und dem übrigen Teil des Bronchus zu ziehen, welche durchaus befriedigend ist, kann schwer genug sein. Vom theoretischen Standpunkte aus wäre es wohl am geeignetsten, die Endknospe nur die äusserste Spitze mit der nächsten Umgebung umfassen zu lassen, soweit als sich die Wachstumszone des Bronchus erstreckt. Praktisch genommen dürfte aber eine solche Auffassung oft auf Schwierigkeiten stossen.

Übrigens aber erscheint mir die Frage, ob die Endknospen überhaupt neue Knospen produzieren, und im Bejahungsfalle, ob sie die einzigen Produzenten sind, bisher keineswegs so formuliert, dass sie rationell diskutiert werden kann. Die Antwort muss ja je nach der Definition, welche von dem Begriff „Endknospe“ aufgestellt wird, verschieden ausfallen, und da diese Definition nach eines jeden Belieben geändert werden kann, wird ja auch die Antwort stets ganz beliebig ausfallen. Bezweckt man mit der Frage, eine Antwort darauf zu erhalten, in welcher Ordnung die Zweige angelegt werden, ob in akropetaler Folge oder nicht, so ist es wohl am richtigsten, derselben eine danach abgepasste Form zu geben. Und dann wird eine genaue Definition des Begriffes „Endknospe“ überflüssig.

Narath (1901) ist der Ansicht, dass die Endknospen, in seinem Sinne genommen, die einzigen Produktionsstellen neuer Äste bilden. Bezüglich der ventralen Seitenbronchien der Säugetierlunge scheint eine solche Ansicht auch auf keine Schwierigkeiten zu stossen. Diese Zweige werden, wie es scheint, in kontinuierlicher Folge auf dem Stammbronchus angelegt, also von dessen Endknospe, der sogen. Stammknospe, so wie sie Narath definiert, erzeugt. Die dorsalen Äste aber lassen sich nicht

ebenso leicht mit einer solchen Auffassung in Einklang bringen. Sie werden nämlich später angelegt, dennoch aber mehr kranial als die entsprechenden ventralen Äste. Die Stammknospe kann also nicht an deren Ausbildung teilnehmen. Damit aber die dorsalen Seitenbronchien dennoch keine Ausnahme von dem von Narath aufgestellten Gesetz zu machen scheinen sollen, dass Seitenknospen nur unter Mitwirkung der Endknospen und nicht aus den Seitenwänden der Bronchien gebildet werden, sucht er zu beweisen, dass die dorsalen Bronchien ursprünglich auf den ventralen Knospen angelegt werden und erst sekundär unter dem Gang der Phylogenese oder Ontogenese auf den Stammbronchus hinüberrücken.

Seine hauptsächlichen Beweise sind folgende drei:

1. Erstens will Narath in der komparativen Anatomie des Bronchialbaumes einen Fingerzeig erhalten haben, dass eine solche Wanderung der dorsalen Seitenbronchien von den Ventralbronchien zu dem Stammbronchus wahrscheinlich stattgefunden hat.

Von diesem Ausspruch wäre ja zu erwarten, dass man bei niederen Wirbeltieren, z. B. Schildkröten, die dorsalen Äste als Nebenäste der ventralen, wenn auch nicht in der völlig entwickelten, so doch in der embryonalen Lunge finden würde. Wie aus dem Vorstehenden zu ersehen ist, findet man doch bei Reptilien nicht die geringste Andeutung davon. Bei Schildkröten wird die Mehrzahl der Seitenbronchien vom ersten Augenblick an in einer ventralen und einer dorsalen (resp. lateralen und medialen) Reihe angelegt (vergl. Figg. 23 und 24, Taf. 27). Und die dorsalen wie die ventralen Äste wachsen ganz deutlich primär aus dem Stammbronchus heraus. Ich glaube nicht, dass die komparative Lungenanatomie für die von Narath ausgesprochene Ansicht eine Stütze bietet. Im folgenden werden noch weitere Gründe für diese Auffassung vorgelegt.

2. Zweitens zieht Narath als Beweis die Beobachtungen an, welche er an der embryonalen Kaninchenlunge gemacht hat. Dort hat er nämlich einige Male die Dorsalknospe „zu einem guten Teile auf der hinteren und oberen Abdachung der Ventralknospen“ sitzen sehen.

Indes ist zu bemerken, dass eine derartige Erscheinung äusserst selten zu sein scheint. In den meisten Fällen sieht man keinen Zusammenhang zwischen der Dorsalknospe und der entsprechenden ventralen Bronchusanlage, eine Thatsache, wovon Narath durch die Erklärung abzukommen sucht, dass die untersuchten Stadien nicht früh genug gewesen sind. Übrigens scheint Narath selbst seiner Sache nicht so gewiss zu sein, denn er sagt an einer Stelle, „dass er sich viele Mühe gegeben“ den Ursprung der dorsalen Bronchien zu entdecken, „ohne einheitliche Befunde zu erreichen.“

Stellt man das, was Narath an verschiedenen Stellen geäussert hat über den phylo- und ontogenetischen Ursprung der vom Stammbronchus ausgehenden Äste, zusammen, so kommt man zu einem Resultat, welches schon an und für sich unwahrscheinlich erscheinen muss, und welches im Lichte des Baues der niederen Lungenformen als falsch bezeichnet werden muss. Er sagt nämlich, dass nicht nur die dorsalen Seitenbronchien in ihrer ersten Entstehung mit den ventralen zusammengelenkt sind, sondern dass auch die sogen. ventralen Nebenbronchien[1]) ursprünglich auf diesen angelegt werden, wie auch die sogen. dorsalen Nebenbronchien primär Äste der dorsalen Seitenbronchien

[1]) Aeby teilt die vom Stammbronchus der Säugetierlunge abgehenden Äste in Seitenbronchien und Nebenbronchien. Die Seitenbronchien sitzen in einer dorsalen und einer ventralen (besser lateralen) Reihe, die Nebenbronchien sind teils dorsal (besser medial) und teils ventral. Der grosse Unterschied zwischen ihnen würde der sein, dass die Nebenbronchien Äste sind, welche von den Seitenbronchien an den Stammbronchus abgegeben sind. Die Nebenbronchien würden folglich untergeordneten Ranges sein, was sich auch in dem Unbestand, mit welchem sie auftreten, zu erkennen giebt.

sind. Sekundär während des Entwickelungsganges kommen diese drei verschiedenen Arten Äste ihren Platz auf dem Stammbronchus zu erhalten. Aber, sagt er weiter, wenn ein Ast auf diese Weise an einen andern soll abgegeben werden können, so muss ersterer sehr früh angelegt werden, zu einer Zeit, wo der Mutterast sich nur in seiner ersten Anlage befindet und sich an der Wurzel noch nicht zusammengezogen hat.

Also würde nach Narath eine ventrale Knospe, wenn sie noch keine höhere Entwickelung erreicht hat, als dass sie die Form eines niedrigen, abgerundeten Kegels mit breiter Basis hat, Anlagen zu vier verschiedenen Ästen (einem ventralen und einem dorsalen Seitenbronchus wie einem ventralen und einem dorsalen Nebenbronchus) in sich schliessen, von denen die drei letzteren sekundär den ersteren verlassen und, auch untereinander isoliert, ihren bestimmten Platz auf dem Stammbronchus einnehmen.

Ausser, dass sogar Narath selbst, der doch diesem Kapitel seine besondere Aufmerksamkeit gewidmet hat, in den ventralen Knospen niemals diese vier Anlagen differenziert und dennoch im Zusammenhang untereinander hat finden können, liegt wohl a priori für jedermann etwas Unnatürliches und Unwahrscheinliches in dieser Auffassung. Verfolgt man Naraths Gedankengang noch etwas weiter, so kommt man zu dem von Narath selbst nicht ausgesprochenen und von ihm vielleicht übersehenen Schluss, dass in der Phylogenese der Lunge ein Stadium existieren sollte, wo vom Stammbronchus nur eine einzige Reihe Seitenäste ausgeht, welche während der fortschreitenden phylogenetischen Entwickelung einen Teil ihrer Nebenäste an den Stammbronchus abgegeben haben, wodurch dieser bei den höchsten Lungenformen in die Lage kommt, in mehr als einer Reihe Äste auszusenden. Noch sollten doch auch bei den Säugetieren diese letzteren Zweige auf den anfangs allein vorhandenen ventralen Seitenbronchien angelegt werden und dadurch ihre ursprüngliche Herkunft dokumentieren.

Nun aber zeigt die komparative Lungenembryologie, dass die phylogenetische Entwickelung der Lunge einen ganz entgegengesetzten Weg geht. Bei den niederen Lungenformen ist der Stammbronchus rings herum mit einer ganzen Menge kleiner Bronchien besetzt, deren Anzahl, wenn auch keine kontinuierliche Abnahme von der einen Tiergruppe zur anderen zeigend, doch im grossen und ganzen vermindert wird, je mehr sich die Lunge vervollkommnet. Ebenso weit davon, dass eine Lunge, deren Stammbronchus seine Äste nur in einer Reihe aussendet, den Ausgangspunkt bilden sollte, scheint eine so gebaute Lunge im Gegenteil so zu sagen das Ziel für die Phylogenese der Lunge zu bilden. Unter solchen Umständen dürfte die Verlegung der dorsalen Knospen von der ventralen Bronchusanlage zum Stammbronchus, die Narath einige Male in der Ontogenese der Kaninchenlunge beobachtet hat, nicht als eine Erinnerung an eine in dieser Richtung erfolgende Wanderung der entsprechenden Äste in ihrer Phylogenese zu deuten sein. Vielleicht ist die in Rede stehende Erscheinung nur als eine von der gewöhnlichen Entstehungsweise abweichende Variation aufzufassen. Es erscheint mir nämlich, als ob die dorsalen Bronchien bei den Säugetieren verschiedene Variationen hinsichtlich des Ortes ihrer ersten Entstehung darbieten sollten. In der Regel werden sie auf dem Stammbronchus angelegt, sie können aber auch auf der Grenze zwischen diesem und den ventralen Seitenknospen oder in Ausnahmefällen sogar ganz und gar auf den letzteren erscheinen. Auch in diesem letzten Fall kommen sie doch sekundär auf dem Stammbronchus zu sitzen, vielleicht weil die den beiden Knospen anfangs gemeinsame Mündung in den Stammbronchus hineingezogen wird, wenn dieser während der Entwickelung an Umfang zunimmt.

3. Den dritten Beweis dafür, dass die dorsalen Seitenbronchien von den ventralen herstammen, holt Narath von der Ausbildungsweise des eparteriellen oder apikalen Bronchus, zu-

sammengestellt mit der Ähnlichkeit, die in vielen Beziehungen zwischen diesem Bronchus und den dorsalen Seitenbronchien existiert.

Daraus, dass der apikale Bronchus mehrere wichtige Kennzeichen mit den dorsalen Seitenbronchien gemein hat, zieht Narath den anscheinlich völlig berechtigten Schluss, dass der in Rede stehende Bronchus nichts anderes als ein dorsaler Seitenbronchus ist. Nun wird, nach Narath, dieser Bronchus als Seitenast des ersten ventralen Seitenbronchus angelegt, verlässt aber sekundär seinen Platz und kommt auf den Stammbronchus. Wenn also der apikale Bronchus ursprünglich ein Seitenast des ersten ventralen ist, so liegt der Gedanke nahe, sagt Narath, dass auch die übrigen dorsalen Seitenbronchien ursprünglich von den entsprechenden ventralen herstammen.

Erstens möge dann erwähnt werden, dass D'Hardiviller den Apikalbronchus primär aus dem Stammbronchus entstehen lässt.

Aber auch wenn Naraths Ansicht von dem Ursprung dieses Bronchus die richtige ist, braucht wohl dies nicht zu beweisen, dass auch die übrigen dorsalen Äste als Knospen auf den entsprechenden Ventralbronchien angelegt werden sollten. Das Verhältnis des Apikalbronchus zu dem ersten ventralen Seitenbronchus und dem Stammbronchus könnte vielleicht höchstens andeuten, dass die dorsalen Bronchien bei einer folgenden Generation möglicherweise den Ursprung erhalten könnten, welchen Narath ihnen schon jetzt geben will. Und zwar aus folgenden Gründen: Der kraniale Teil der Lunge hat im Allgemeinen sowohl in der phylogenetischen wie der ontogenetischen Entwickelung einen Vorsprung vor dem kaudalen. Bei Reptilien z. B. findet man wenigstens stets, dass das kraniale Ende der Lunge ein höheres Stadium erreicht hat als das kaudale. Dürfte sich dies nicht auch bei der Säugetierlunge so verhalten? Dürfte man nicht meinen können, dass der kraniale Teil des Stammbronchus auf

einem höheren Entwickelungsstadium steht als der kaudale? So ist der Stammbronchus in seinem Bestreben, die Anzahl der Seitenäste zu vermindern, kranialwärts weiter gekommen als kaudalwärts, denn die von dem Stammbronchus ausgehenden Äste nehmen ja nach dem kaudalen Ende hin an Menge zu. Folglich ist wohl der Schluss nicht ganz unberechtigt, dass die dorsalen Seitenbronchien hinsichtlich der Entstehungsweise ein höheres Stadium erreicht haben, je mehr kranialwärts sie sitzen. Und dann lässt es sich ja auch denken, dass der apikale Bronchus schon jetzt angelegt und nach einem Muster ausgebildet wird, welchem die meisten der übrigen dorsalen Äste erst in der Zukunft folgen werden. Die von Narath gemachten Beobachtungen zeigen dann, dass die letzteren dem Apikalbronchus doch dicht auf den Fersen folgen.

Aus oben angegebenen Gründen halte ich dafür, dass weder die komparative Lungenembryologie noch der Umstand, dass der Apikalbronchus und, wie es scheinen will, in Ausnahmefällen auch der eine oder der andere Dorsalbronchus in der Säugetierlunge sich aus einer entsprechenden ventralen Knospe entwickelt, irgend welchen Beweis zu liefern vermag, dass auf dem Entwickelungsstadium, in welchem sich die Lunge selbst in ihrer entwickelsten Form nun befindet, die Mehrzahl der dorsalen Bronchien als Seitenäste der ventralen angelegt würden und während der Ontogenese erst sekundär zum Stammbronchus hinüber wandern.

Hierin stimme ich also mit D'Hardiviller überein, welcher Autor durch umfassende Untersuchungen der Entwickelung der Säugetierlunge ebenfalls zu der Ansicht gekommen ist, dass die dorsalen Seitenbronchien ihren Ursprung direkt vom Stammbronchus nehmen.

Figurenerklärung.

Fig. 1. Anguis-Embryo, 4,2 mm. Rekonstruktions-Modell der entodermalen Lungenanlage, von der ventro-kaudalen Seite gesehen. Vergrösserung: 83 fach.

Fig. 2. Dito, von der rechten Seite gesehen.

Fig. 3. Tarentola-Embryo, 3 mm. Rekonstr.-Modell der entodermalen Lungenanlage, von der ventralen Seite gesehen. Vergr.: 83 fach.

Fig. 4. Dito, von der rechten Seite gesehen.

Fig. 5. Tarentola-Embryo, 4,4 mm. Rekonstr.-Modell der entodermalen Lungenanlage, von der Ventralseite gesehen. Vergr.: 83 fach.

Fig. 6. Dito, von der rechten Seite gesehen.

Fig. 7. Cnemidophorus-Embryo, 8,2 mm. Rekonstr.-Modell der entodermalen Lungenanlage, von der ventralen Seite gesehen. Vergr.: 83 fach.

Fig. 8. Tarentola-Embryo, 6 mm. Rekonstr.-Modell der entodermalen Lungenanlage, von der ventralen Seite gesehen. Vergr.: 83 fach.

Fig. 9. Cnemidophorus-Embryo, 20,2 mm. Rekonstr.-Modell der entodermalen Lungenanlage, von der ventralen Seite gesehen. Vergr. 83 fach.

Fig. 10. Tarentola-Embryo, 8,5 mm. Rekonstr.-Modell der entodermalen Lungenanlage, von der ventralen Seite gesehen. Vergr.: 41,5 fach.

Fig. 11. Dito, von der Dorsalseite gesehen.

Fig. 12. Tarentola-Embryo, 9 mm. Rekonstr.-Modell des kranialen Endes der entodermalen Lungenanlage auf der rechten Seite, speziell der ersten dorsalen Knospe, von der rechten Seite gesehen. (Ein Paar Seitenknospen sind weggeschnitten, um die dorsale Knospe besser zu zeigen), Vergr.: 83 fach.

Fig. 13. Dito. Rekonstr.-Modell eines Teiles der entodermalen Lungenanlage auf der rechten Seite, die Partie mitten vor der dritten dorsalen Knospe umfassend, von der dorsolateralen Seite gesehen. (Damit die dorsale Knospe deutlicher hervorstehen möge, sind ein Paar nahesitzende Knospen auf der lateralen Seite weggeschnitten.) Vergr.: 83 fach.

Fig. 14. Chrysemys-Embryo, 4,5 mm. Rekonstr.-Modell der entodermalen Lungenanlage, von der ventralen Seite gesehen. Vergr.: 83 fach.

Fig. 15. Dito, von der rechten Seite gesehen.

Fig. 16. Chrysemys-Embryo, 5,5 mm. Rekonstr.-Modell der entodermalen Lungenanlage, von der ventralen Seite gesehen. Vergr.: 83 fach.

Fig. 17. Dito, von der rechten Seite gesehen.

Fig. 18. Chrysemys-Embryo, 6,6 mm. Rekonstr.-Modell der entodermalen Lungenanlage, von der ventralen Seite gesehen. Vergr.: 55,3 fach.

Fig. 19. Chrysemys-Embryo, 7 mm. Rekonstr.-Modell der entodermalen Lungenanlage, von der Dorsalseite gesehen. Vergr.: 55,3 fach. (Der Strich der Anweisung bei v. p. geht nicht, wie er soll, bis an die Vena pulmonalis.)

Fig. 20. Emys-Embryo, 7 mm. Rekonstr.-Modell der entodermalen Lungenanlage, von der ventralen Seite gesehen. Vergr.: 66,7 fach.

Fig. 21. Emys-Embryo, 7 mm (stark gebogen). Rekonstr.-Modell der entodermalen Lungenanlage, von der Ventralseite gesehen. Vergr.: 44,4 fach.

Fig. 22. Chelone-Embryo, 12 mm (Rumpflänge). Rekonstr.-Modell des in der Entwickelung begriffenen Bronchialbaumes, von der Ventralseite gesehen. Vergr.: 27,7 fach.

Fig. 23. Dito, von der Dorsalseite gesehen.

Fig. 24. Dito, Bronchialbaum der linken Lunge, von der lateralen Seite gesehen.

Fig. 25. Krokodil 14,3 mm. Rekonstr.-Modell der entodermalen Lungenanlage (des Bronchialbaumes), von der ventralen Seite gesehen. Vergr.: 33,3 fach

Fig. 26. Dito, von der dorsalen Seite gesehen.

Fig. 27. Chrysemys-Embryo, 4,5 mm. Rekonstr.-Modell der mesodermalen Lungenanlage, von der ventralen Seite gesehen. Vergr.: 83 fach.

Fig. 28. Chrysemys-Embryo, 6,6 mm. Rekonstr.-Modell der mesodermalen Lungenanlage, von der ventralen Seite gesehen. Vergr.: 55,3 fach.

Fig. 29. Dito, von der linken Seite gesehen.

Buchstabenerklärung.

ao = Aorta.
ao. b. = Letzter Aortabogen.
a. p. = Arteria pulmonalis.
br. = Bronchus (bezw. Anlage des Bronchus).
d. = Dorsale Knospe.
d_I, d_{II}, d_{III} usw. = Erste, zweite, dritte usw. dorsale Knospe.
d. v. p. = Dorsaler Ast von der Vene pulmonalis.
l_I, l_{II}, l_{III} usw. = Erste, zweite, dritte usw. laterale Knospe.
l. p. d. = Ligamentum pulmonale dorsale.
l. p. v. = Ligamentum pulmonale ventrale.
m = Mediale Knospe.
m_I, m_{II}, m_{III} usw. = Erste, zweite, dritte usw. mediale Knospe.
n. k. = Nebenknospe.
mes. = Mesenterium.
m. l. = Mesodermale Lungenanlage.
oe = Darm.

pr. l. = Primitiver Lungensack.
s. = Schnittfläche.
s. k. = Sekundäre Knospe.
st. = Stachel, welcher bei der Mündung der Trachea in den Darm aus dieser herausragt.
st. br. = Stammbronchus.
st. k. = Stammknospe.
tr. = Trachea (bezw. Anlage der Trachea).
v. = Ventrale Knospe.
VI, VII, VIII usw. = Erste, zweite, dritte usw. ventrale Knospe.
v. p. = Vena pulmonalis.
v. t. r. = Ventrale Knospen in transversalen Reihen.

Litteraturverzeichnis.

1. Aeby, Der Bronchialbaum der Säugetiere und des Menschen. Leipzig 1880.
2. Broman, Die Entwickelungsgeschichte der Bursa omentalis und ähnlicher Rezess-bildungen bei den Wirbeltieren. 1904.
3. Carus, Lehrbuch der vergleichenden Zootomie. Teil II. Leipzig 1834.
4. Cuvier, Leçons D'Anatomie Comparée. 2. Éd. Tome IV. Paris 1835.
5. D'Hardiviller, Developpement de le ramification bronchique et bronches epartérielles chez les mammifères. C. R. Soc. biol. Paris. 10 Sér. T. 3. 1896.
6. Foster und Balfour, Grundzüge der Entwickelungsgeschichte der Tiere. Leipzig 1876.
7. Gegenbaur, Grundriss der vergleichenden Anatomie. Leipzig 1874.
8. Derselbe, Vergl. Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 2. 1901.
9. His, Zur Bildungsgeschichte der Lungen beim menschlichen Embryo. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. 1887.
10. Hoffmann, In Bronns Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs. Bd. 6, Abt. III, 3. Reptilien. Leipzig 1890.
11. Justesen, Zur Entwickelung und Verzweigung des Bronchialbaumes der Säugetierlunge. Arch. f. Mikroskop. Anatomie. 1900.
12. Küttner, Studien über das Lungenepithel. Arch. f. pathol. Anat. und Physiol. von Virchow. Bd. 66. 1876.
13. Meckel, Über das Respirationssystem der Reptilien. Deutsch. Arch. f. die Physiologie. Bd. 4. 1818.
14. Merkel, Atmungsorgane. Lief. 9, Bd. 6, Abt. I. von K. v. Bardelebens Handbuch der Anatomie des Menschen. Jena 1902.
15. Milani, Beiträge zur Kenntnis der Reptilienlunge. Zool. Jahrb. Bd. VII. 1894.
15a. — Beiträge zur Kenntnis der Reptilienlunge. Zool. Jahrb. Bd. X. 1897.
16. Müller, The Structure of the Lung. Journal of Morphology. Vol. VIII. 1893.

17. Milne Edwards, Leçons sur la Physiologie et L'Anatomie comparée. Tome II. Paris 1857.
18. Moser, Fanny, Beiträge zur vergl. Entwickelungsgesch. der Wirbeltierlunge. Arch. f. Mikrosk. Anat. Bd. 60. 1902.
19. Narath, Der Bronchialbaum d. Säugetiere und d. Menschen. Bibl. med. Abt. d. Anatomie. Heft 3. 1901.
20. Oppel, Atmungs-Apparat in: Anatomische Hefte, hrsg. von Merkel und Bonnet. Abt. II, Bd. 12. 1902.
21. Owen, On the Anatomy of Vertebrates. Vol. I. London 1866.
22. Rathke, Über die Entwickelung der Schildkröten. Braunschweig 1848.
23. Derselbe, Untersuchungen über die Entwickelung und den Körperbau der Krokodile. Braunschweig 1866.
24. Remak, Untersuchungen übor die Entwickelung der Wirbeltiere. Berlin 1855.
25. Robinson, Observations on the earlier stages in the developement of the Lungs of Rats and Mices. Journ. of Anat. and Physiol, conducted by Humphrey, Turner and M'Kendrick 1889.
26. Schneider, J. G., Beitrag zur Naturgesch. der Schildkröten. Leipzig 1787.
27. Schulze, In Strickers: Lehre von den Geweben. Leipzig 1871.
28. Stannius, Lehrbuch der vergleich. Anatomie der Wirbeltiere. Teil II. Berlin 1846.
29. Stieda: Einiges über Bau und Entwickelung der Säugetierlungen. Zeitschrift f. wiss. Zoolog. Bd. 30. Suppl. 1878.
30. Wiedersheim, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1902.
31. Williams, Respiration in: Todd, Cyclopodia of Anat. and Physiol. Vol. 5 (Supplem. vol.). London 1859.
32. Zumstein, Über d. Bronchialbaum d. Säuger u. Vögel. Sitzungsber. d. Ges. f. Befördg. d. ges. Naturw. Marburg 1900.

Aus dem histologischen Laboratorium der Universität Warschau.

ÜBER INDIREKTE ZELLTEILUNG

BEI DER

SPERMATOGENESE VON HELIX POMATIA.

VON

S. TSCHASSOWNIKOW,

WARSCHAU.

Mit 24 Figuren auf den Tafeln 30/31.

Die Geschlechtsdrüse verschiedener Schnecken, insbesondere aber die von Helix pomat. gehört zu den Objekten, die am besten zum Studium des feinsten Baues der Zellen und der Erscheinungen geeignet sind, welche in den Zellen bei der Karyokinese zum Vorschein kommen.

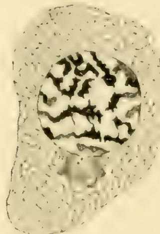
Schon die ersten Erforscher dieser Drüse G. Platner (1), A. Prenant (2) und K. W. Zimmermann (3) haben in den Spermatocyten von Helix eine ziemlich komplizierte Differenzierung festgestellt und haben ausser dem Hauptkern noch einen neben diesem liegenden Nebenkern und ebenfalls homogene Stränge beschrieben, welche aus der einen Zelle in die andere übergingen und den Namen „Zellkoppeln" erhielten. Platner und Zimmermann haben dabei ziemlich richtig den Gang der mitotischen Teilungen in den Spermatocyten geschildert und dem Nebenkern eine wichtige Rolle zugeschrieben; der letztere soll nach ihren Beobachtungen am Anfang der Karyokinese das Centrosoma enthalten und später zur Polstrahlung samt der achromatischen Spindel werden. Was das weitere Schicksal des achromatischen Gebildes anbetrifft, so dachte der erste der erwähnten Forscher, dass aus ihm in den Tochterzellen wieder ein Nebenkern sich bilde, während der zweite glaubte, dass der Rest der achromatischen Teilungsfigur in gewisser Beziehung zur Entstehung der „Zellkoppeln" steht. Und schliesslich behauptete Platner, dass bei Helix während der Spermatogenese

eine Reduktion der Chromosomen zustande kommt, die sich in der Herabsetzung ihrer Zahl bis auf die Hälfte (von 24 auf 12) in den Spermatocyten zweiter Ordnung ausdrückt.

Die genannten Arbeiten haben den Boden für spätere genauere Erforschungen vorbereitet. So kam A. Bolles Lee (4 und 5), der auf diesem Gebiete besonders eifrig arbeitete, zum Schlusse, dass sowohl die Zellkoppeln, als auch die Nebenkerne in den Spermatocyten erster Ordnung dieselbe Entstehungsquelle haben, und ihre Entstehung den achromatischen Spindeln der sich teilenden Spermatogonien verdanken. Die zwei nach der ersten Teilung einer Spermatogonie entstehenden Tochterzellen bleiben nämlich längere Zeit hindurch mittelst eines Äquatorialrestes der achromatischen Spindel untereinander verbunden, welcher später bei der folgenden Mitose beider Zellen mit ähnlichen Resten der neuen achromatischen Spindeln in Verbindung tritt. Auf diese Weise entsteht infolge einer Reihe von auf einander folgenden Teilungen aus einer Spermatogonie eine ganze Kolonie von Zellelementen — Spermatocyten, durch welche ein homogener protoplasmatischer Strang zieht. Was den Nebenkern anbetrifft, so entsteht er aus dem Polteile der achromatischen Spindel, der durch den Kern in die Äquatorialhälfte der Zelle austritt und das Aussehen von gekrümmten oder geraden, in der homogenen Masse liegenden Stäbchen hat. Dieses Gebilde, welches keine aktive Rolle spielt, unterliegt schnell einer Degeneration und zerfällt während der Teilungsprophasen in einzelne Fäden und Körner, die sich in dem ganzen Zellleibe verteilen und schnell verschwinden.

Bei dem Studium der Mitosen an verschiedenen Generationen der samenbildenden Zellen hat Bolles Lee (6) festgestellt, dass sowohl in den Spermatogonien, als auch in den Spermatocyten, eine qualitative und bei der letzten Teilung ausserdem eine quantitative Reduktion der Chromosomen stattfindet, ihre Zahl (= 24) bleibt aber immer dieselbe, so dass bei Spermatogenese


Fig. 1.


Fig. 2.

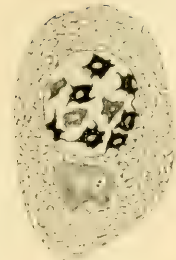
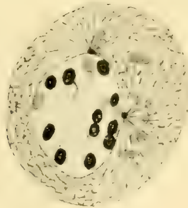
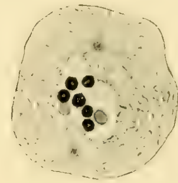

Fig. 3.


Fig. 4.


Fig. 5.


Fig. 6.

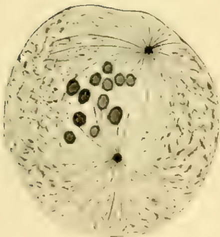

Fig. 7.


Fig. 8.

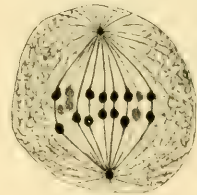

Fig. 9.


Fig. 10.

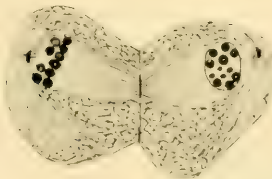

Fig. 11.


Fig. 12.

Tschassownikow.

Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

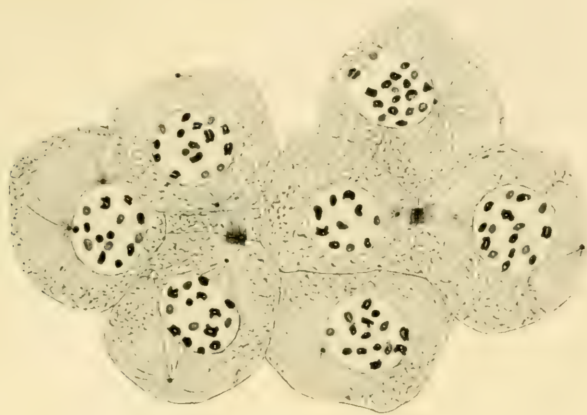


Fig. 13.

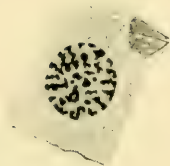


Fig. 14.

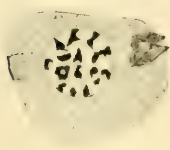


Fig. 15.

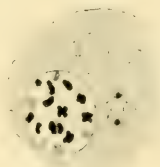


Fig. 16.

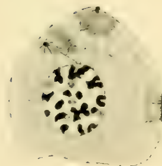


Fig. 17.

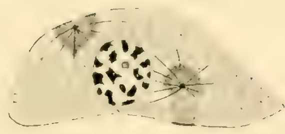


Fig. 18.

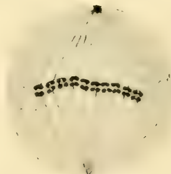


Fig. 19.



Fig. 20.



Fig. 21.



Fig. 22.



Fig. 23.

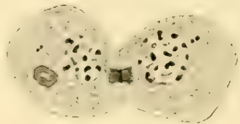


Fig. 24.

von Helix keine numerische Reduktion zustande kommt. In der achromatischen Figur unterscheidet dieser Verfasser ausser der aus dem ungefärbten Kerngerüste entstehenden Spindel und ausser den Polstrahlen noch einen besonderen axialen hyalinen Bestandteil, der möglicherweise der Hermannschen Centralspindel entspricht und der sich jedesmal beim Anfang der Mitose in dem Kerne heranbildet. Das netzförmigen Bau aufweisende Cytoplasma häuft sich nicht um die Centrosomen an und besitzt weder organische Strahlen, noch eine Attraktionssphäre. Während der Ruhe oder im Anfange der Teilung werden aus dem Kerne „siderophile Körnchen" in den Zellleib ausgestossen, die den Centrosomen anderer Verfasser entsprechen, die aber keine Centren bilden und keinerlei Rolle weder bei der Karyokinese, noch im Haushalte der Zelle spielen.

Zu anderen Resultaten kam H. A. Murray (7), der die Beobachtungen von Bolles Lee betreffs der Nebenkerne nachprüfen wollte. Nach seiner Beschreibung stellt der Nebenkern einen lappigen Körper dar, der mit einer verdickten und gefalteten Membran versehen ist, deren optische Querschnitte Stäbchen simulieren. Die in ihm bei der beginnenden Mitose enthaltenen zwei kleinen Centrosomen rücken sehr schnell auseinander, wobei der Nebenkern unter dem Einflusse ihrer gesteigerten Thätigkeit und infolge des Eintretens neuen Nahrungsmateriales in Fragmente zerfällt, welche die allmählich wachsenden Centrosomen bei ihrer Wanderung gegen die Spindelpole begleiten und in den Tochterzellen wieder zusammenschmelzen, um den Nebenkern in den Spermatocyten der zweiten Ordnung zu bilden.

Während Murray die Anwesenheit von Centrosomen nur beim Beginn der Teilung beschreibt, gehen andere Forscher viel weiter, indem sie diese Gebilde für konstante Zellorgane zu halten geneigt sind, da sie dieselben nicht nur an den Polen der achromatischen Spindel, sondern auch in den vollkommen

ruhenden Zellen — E. Godlewsky (8) und O. vom Rath (9) in Form vereinzelter, in gewisser Entfernung von den Kernen liegender Körner und F. Meves (10) in Gestalt von Diplosomen im Innern des Nebenkernes — beobachteten. Es ist aber klar, dass die von ihnen angegebenen kurzen Beschreibungen der Lage und des Aussehens der Centralkörperchen stark voneinander abweichen und die Bemerkung von Bolles Lee (11) keineswegs entkräften: es genügt nicht — sagt dieser — die Existenz von Centrosomen ähnlichen Körperchen zu demonstrieren, man muss noch beweisen, dass diese Körperchen, die im Cytoplasma permanent enthalten sind, beim Beginn der Teilung in der That an die Pole der achromatischen Figur sich begeben. Andererseits kann Bolles Lee die angeführte Ansicht von Murray über den Bau des Nebenkernes nicht teilen, weil damit die sternförmige Anordnung der Nebenkernstäbchen und die zuweilen beobachtete Zerstreuung derselben in dem ganzen Cytoplasma unvereinbar sind.

Wie Bolles Lee meint auch P. Ancel (12), dass nämlich der Nebenkern keine Funktion ausübt, keine Attraktionssphäre darstellt und beim Beginn der Mitose spurlos verschwindet, ohne in die Tochterzellen überzugehen. Er betrachtet ihn bloss als eine Entwickelungsphase der intracellulären Formationen: nach den Beobachtungen dieses Verfassers entsteht der Nebenkern aus den intracytoplasmatischen Fäden und Klümpchen, die sich zuerst sehr stark mit Eisenhämatoxylin färben und in dem ganzen Zellkörper zerstreut sind, später aber ihre Chromatophilie verlieren und den Nebenkern bilden, indem sie untereinander verschmelzen.

Die Frage von der numerischen Reduktion der Chromosomen kann auch nicht als entschieden betrachtet werden, weil sich für das Vorkommen derselben bei Helix ausser Platner noch O. vom Rath (13), P. Ancel (14) und S. Prowazek (15) aussprechen — der erste, weil er in den Spermatogonien je 24

und in den Spermatocyten nur je 12 Chromosomen sah; der zweite deshalb weil er, obwohl er die gleiche Zahl der Chromosomen — nämlich 24 — in den Spermatogonien und Spermatocyten annimmt, dafür in den Primordialeiern eine doppelte Zahl von Chromatinsegmenten festgestellt haben will und demzufolge behauptet, dass die numerische Reduktion bei der Schnecke während der Differenzierung der Spermatogonien aus den soeben erwähnten Zellen zu stande kommt. Prowazek schliesslich beschreibt, dass sich die 24 Chromosomen der Spermatogonien in den Spermatocyten I Ordnung zuerst durch eine Längsspaltung verdoppeln, um sich nachher in 12 Gruppen zu vier zu vereinigen, die sich während der zwei folgenden Teilungen auf solche Weise verteilen, dass jede Spermatide nur 12 Chromosomen bekommt.

Unlängst hat Bolles Lee (16) eine neue ausführliche Arbeit publiziert, in welcher er die karyokinetische Figur der Spermatocyten I Ordnung im Stadium des Äquatorialkranzes genau prüft und von diesem Momente aus das weitere Schicksal verschiedener Teile des achromatischen Gebildes verfolgt. Unter diesen schreibt er eine grosse Rolle dem hyalinen Körper oder dem Hyaloplast zu, welcher sich während der Polverschiebung in zwei Hälften teilt, die die Pole begleiten und später durch ihre Zusammenziehung das Herabsinken dieser auf die Oberfläche des Kernes hervorrufen. Während der Wanderung der Pole mit den „Akrosomen" (Centriolen) erleiden die Strahlen der achromatischen Figur eine Degeneration, desintegrieren sich und verschwinden allmählich. Dabei bleiben nur Äquatorialreste der Spindeln, die später in den Spermatiden zum Bilden von Zellkoppeln führen können, und Polabschnitte der Spindel erhalten, wo sich an der Stelle der schwindenden Strahlen um jeden Pol ein Nebenkern bildet. Bald spaltet sich der letztere in zwei Teile, die mit den Polen zusammen wandern, und nachdem die Pole in den Spermatocyten II Ordnung die entgegen-

gesetzten Punkte des Kernes erreichen, desintegrieren sich diese Nebenkerne zu kleinen sphärischen Klümpchen und erzeugen die „Centroplasmen", d. i. Centrosomen nach der üblichen Terminologie. Dieselbe Entstehungsquelle der Centrosomen soll nach dem Verfasser auch den Spermatocyten I. Ordnung zukommen. Auf den Anfang der Regression von Spindelfasern deutet ein kleiner Kreis an der Spitze der Spindel rings um die Akrosome hin, welcher aus Körnern besteht, die sich an den distalen Enden der Fasern bilden (der s. g. „Polring"). Dieser Ring ist aber ein vergängliches Gebilde und verschwindet entweder während der Polteilung, oder kurz vor derselben. Einer analogischen Degeneration der achromatischen Fasern in den Spermatocyten II. Ordnung zufolge entsteht der Nebenkern der Spermatiden.

Die soeben kurz von uns angeführten Arbeiten beschäftigen sich mit einer Reihe von Fragen, die sehr interessant in cytologischer Hinsicht sind und ihre Lösung noch erwarten. Wenn wir schon die Entstehung und den Bau der Nebenkerne bei Seite lassen, so sehen wir, dass folgendes wenig erforscht ist: 1. die Entwickelung und die Eigenschaften der achromatischen Teilungsfigur und ihre Bedeutung bei der Karyokinese, 2. der allgemeine Charakter der Centrosomen und die Veränderungen derselben während des mitotischen Prozesses, 3. schliesslich verschiedene Metamorphosen des Chromatingerüstes des Kernes, im Zusammenhange mit dem Begriffe von der Weissmannschen Reduktionsteilung. Diese Fragen sind eben zum Gegenstande unserer Untersuchungen geworden, welche sich hauptsächlich mit den grossen Zellen der Geschlechtsdrüse der Schnecke, d. i. den Spermatocyten I. und II. Ordnung beschäftigt haben, während sich die Spermatogonien wegen ihrer geringen Grösse zur Aufklärung der Zellstrukturen wenig geeignet erwiesen.

Alle Resultate sind von uns mittelst Fixierung der Objekte in unserer Lösung, welche aus Sublimat, Osmium und Essig-

säure[1]) besteht, mit nachfolgender Färbung der Schnitte mit Safranin und Methylgrün oder Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain gewonnen werden. Wie die Kontrollversuche gezeigt haben, giebt diese Methode instruktivere Bilder, weshalb sie auch mehr Strukturdetails in den Zellelementen zum Vorschein bringt, als die gewöhnlich gebrauchten Bearbeitungsmethoden in den Gemischen von Flemming, Hermann, vom Rath, Zenker, Pereny, in Sublimat oder in Sublimat mit Essigsäure.

Die Beschreibung eigener Beobachtungen wollen wir mit den Spermatocyten I. Ordnung, die sich in der Wachstumsperiode befinden und die von Bolles Lee den Namen von „Auxocyten" erhalten haben (Fig. 1) beginnen. In diesen birnförmigen Zellelementen liegt der immer runde Kern in dem breiten Teile der Zelle und besitzt einen für den ruhenden Zustand charakteristischen Bau, d. i. er enthält ein Liningerüst, in dessen Fäden kleine nebeneinander liegende Chromatinkörnchen eingeprägt sind. Ausser diesen Körnchen sind in dem Kerne ein oder mehrere sphärische Klümpchen wahrzunehmen, welche ihrer Grösse nach den Kernkörperchen (Nucleoli) entsprechen, die aber, wie ihre Affinität zu Farbstoffen zeigt, ebenfalls aus Chromatin bestehen.

Das Protoplasma der Spermatocyten hat einen fibrillären Bau, wobei die Fädchen in verschiedenen Richtungen verlaufen und sich untereinander verflechtend ein Netz bilden. Beim Vergleiche gewöhnlicher Präparate mit denen nach der Benda-schen Methode angefertigten kommt man unwillkürlich zu der Überzeugung, dass seine Mitochondrien, die wie kleine, aber ziemlich dicke Stäbchen aussehen, nicht in der Filarmasse, sondern in den Maschen des protoplasmatischen Gerüstes liegen;

[1]) S. Tschassownikow, Über den Bau und die funktionellen Veränderungen der Pankreaszellen. (Dissert.) Warschau 1900. S. 27 (russisch).

dieses Verhältnis, welches schon in den ruhenden Zellen ganz klar ist, tritt am deutlichsten während der mitotischen Teilung zum Vorschein, wenn die Mitochondrien sich schon ohne jeden Zweifel zwischen den protoplasmatischen Polstrahlen befinden und im Bereiche der aus Fibrillen gebildeten achromatischen Spindel vollständig fehlen.

Ausser dem Kerne sind in den Spermatocyten, als beinahe konstante Bestandteile dieser Zellen, noch zwei Gebilde vorhanden. Das eine liegt in dem schmalen Abschnitt des Zellleibes und stellt sich als ein homogenes Band dar, welches sich mit ähnlichen Strängen der Nachbarzellen verbindet und so eine förmliche Verbindung unter diesen und die sogenannten Zellkoppeln bildet. Indem wir auf Grund unserer Beobachtungen mit Bolles Lee darin übereinstimmen, dass diese Stränge den Äquatorialresten der achromatischen Spindeln der vorigen Teilungen gehören, wollen wir bemerken, dass analogische Verhältnisse von Meves, Henneguy, Erlanger u. a. festgestellt wurden, die an anderen Objekten arbeiteten.

Das zweite, unter dem Namen des Nebenkerns bekannte Gebilde liegt dicht neben dem Hauptkern an der dem schmalen Zellabschnitt zugewandten Seite desselben und hat, je nach der Bearbeitungsart, verschiedenes Aussehen. Während der Untersuchung der Spermatocyten in vivo, wie auch nach der Bearbeitung kleiner Drüsenstücke mit Sublimat oder Osmium sieht man an der Stelle des Nebenkernes gerade oder gekrümmte, sehr ungleichmässig liegende Stäbchen, die zuweilen im ganzen an die Figur eines Sternes erinnern. In den Präparaten dagegen, die in unserem Gemisch oder in den Flüssigkeiten von Flemming und Hermann fixiert sind, sieht man ausser den erwähnten, vielleicht etwas gequollenen Stäbchen eine sie verbindende kleinkörnige, trübe Masse, die entweder etwas dicker und deswegen intensiver gefärbt, oder fast ebenso klar, wie der übrige Zellkörper ist. Diese letzt erwähnten Bilder sind nicht nur als

genauere, sondern auch als der Wirklichkeit besser entsprechende aus dem Grunde anzunehmen, weil es bei der Untersuchung der Zellelemente in frischem Zustande oder nach Fixierung mit Sublimat, Osmiumsäure nicht gelingt, die Nebenkerne in den Zellen der nachfolgenden Generation, wo sie zweifellos vorhanden sind und wo die sie bildende Substanz durch ihre gleichmässige Verteilung dem centralen Teile der entsprechenden Gebilde der Spermatocyten I. Ordnung sehr ähnlich ist, zu sehen.

Wir stellen uns den Nebenkern als eine kleinkörnige, beinahe homogene Masse mit verdickter und höchst sonderbar gekrümmter Peripherie vor, deren gebogene Ränder Stäbchen simulieren können. Eine solche Erklärung, die zuerst von Murray vorgeschlagen wurde, wird gar nicht durch die früher erwähnten Einwände von Bolles Lee beseitigt: so kann eine sternförmige Anordnung der Stäbchen in solchen Fällen stattfinden, wo sich vor den Augen des Forschers der ganze oberflächliche Teil des Nebenkerns befindet. Was die im Cytoplasma zerstreuten Stäbchen anbetrifft, so müsste noch Bolles Lee einen Beweis dafür liefern, dass sie in einem Verhältnis zu dem Nebenkerne stehen; man kann dies noch deshalb bezweifeln, weil die von ihm geschilderten Fäden viel dünner sind als „die Nebenkernstäbchen“ und weil diese, wie man aus seiner Abbildung schliessen darf (Fig. 11 in der Arbeit „Sur le Nebenkern et sur la formation du fuseau dans les spermatocytes des Helix“), von dem Verfasser fast am Ende der Prophasen der mitotischen Teilung beobachtet wurden, nachdem der Nebenkern schon beinahe vollkommen desintegriert ist.

An den Präparaten ferner, welche in der Mischung von Sublimat, Osmium und Essigsäure fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind, kann man bei entsprechender Differenzierung fast in jedem ruhenden Spermatocyt im Innern des Nebenkerns zwei kleine intensiv schwarze Körnchen wahrnehmen, die nebeneinander und schräg zu dem Hauptkern liegen

(Fig. 1, vergl. auch die Fig. 2 und 3). Diese Körnchen, die während der Teilungsprophasen zu Ausgangspunkten für die Strahlensysteme (Fig. 4) werden, sind selbstverständlich für Centrosomen zu halten, welche, wie die Beobachtung zeigt, durch die Zellen der vorhergehenden Generation — durch die Spermatogonien hierher erblich übergeliefert werden. Die charakteristische Lage der Centrosomen erlaubt dabei nicht diese mit den Körnern, welche vom Rath und Godlewsky unter diesem Namen beschrieben haben, zu identifizieren, und die letzteren sind nur als den „siderophilen Körnern" ähnliche Zelleinschlüsse zu betrachten.[1])

Wenn sich die Spermatocyten zur Teilung vorbereiten, sind die ersten Veränderungen an den Zellkernen wahrzunehmen. Das Wesen dieser Veränderungen, welche genau von Bolles Lee und völlig unrichtig von Prowazek geschildert wurden, besteht darin, dass die zuerst gleichmässig in Form von Körnchenreihen verteilte Chromatinsubstanz sich zu etwas dickeren körnigen Strängen zu sammeln beginnt, um sich später in gewissen Kernabschnitten zu konzentrieren und 24 volle oder nicht ganz geschlossene Ringe zu bilden, welche untereinander mittelst Lininfäden verbunden sind (Fig. 3).

Während der Prophasen der mitotischen Teilung zieht sich jeder Ring zu einem runden oder ovalen Chromosoma zusammen, während das Liningerüst, welches anfänglich in Form von Fädenbruchstücken oder unter Gestalt einer undeutlichen körnigen Masse in der Nachbarschaft der Chromosomen noch zu sehen

[1]) Die von uns festgestellten Verhältnisse stimmen anscheinend mit den Beobachtungen von Meves (l. c.), welcher nebenbei erwähnt, dass er bei Helix in den völlig ruhenden Spermatogonien und Spermatocyten Centralkörperchen feststellen konnte. „Sie (Centralkörper) sind stets doppelt und liegen gewöhnlich nicht in der Mitte des Nebenkerns, sondern sind mehr oder weniger stark nach der Kernseite verlagert." Was Prowazek anbetrifft, der die Centrosomen im Innern des Nebenkerns abgebildet hat, so ist aus dem Text der Arbeit gar nicht zu ersehen, ob er dieselben während der Ruhe der Zellen oder wie Murray in den Prophasen der Mitose beobachtet hat.

ist, später wahrscheinlich durch die Chromatinsegmente hineingezogen wird und nachher verschwindet (Fig. 4, 5 und 6).

Während der Entstehung von Chromosomen, oder etwas früher, finden auch am Zellleibe wichtige Veränderungen statt. Den Anstoss dazu geben wahrscheinlich die Centrosomen, welche etwas grösser werden, ihre frühere Lage wechseln und, indem sie sich an die Kernmembran lagern, auseinanderzugehen beginnen. Von verschiedenen Punkten der Zellperipherie ziehen zu den Centrosomen Protoplasmastrahlen, welche zugleich in ihrer ganzen Ausdehnung entstehen, aber nicht den ganzen Zellleib einnehmen, sondern sich nur in einem gewissen Teile desselben — der $^2/_3$ der Zelle nicht überschreitet — lokalisieren. Diese ganze Masse von Strahlen teilt sich schon vom Anfang an in zwei Gruppen, von denen die eine zu dem einen, die andere zu dem zweiten Centrosoma zieht.

Die Protoplasmastrahlen, welche bei der Entstehung auf ihrem Wege zu den Centrosomen auf den Nebenkern stossen, schneiden diesen anscheinlich durch und rufen sein Zerfallen in einzelne Fragmente hervor, welche gleich den Strahlensystemen zwei Gruppen, die den Centrosomen bei ihrer Wanderung zu den Polen folgen (Fig. 4), bilden. Bei den Erscheinungen der Bildung von Strahlen und ihrer Wanderung parallel teilen sich die Nebenkernreste in immer geringere Bruchstücke und werden am Ende der Prophasen unter dem Mikroskop fast gar nicht mehr sichtbar, so dass man ihre Existenz eher vermuten kann auf Grund von Körnchen und kurzen Stäbchen, die sich zwischen den Strahlen befinden und die schwerlich auf das Zellprotoplasma zurückzuführen sind. Nur ausnahmeweise können die Nebenkernreste länger bewahrt bleiben und sind dann bis zum Ende der mitotischen Teilung in Form von spärlichen rundlichen oder eckigen Klümpchen wahrzunehmen, welche zwischen den Fasern der achromatischen Figur in nächster Nähe der Centrosomen liegen.

Gleichzeitig mit den regressiven Veränderungen der Nebenkerne verschwinden spurlos in der Mitte der Prophasen auch jene homogenen Stränge, welche die Zellkoppeln bildeten. Es gelingt aber nicht aus den Präparaten zu schliessen, wie dies zustande kommt. Am wahrscheinlichsten ist es, dass sie einfach in die protoplasmatische Masse des Zellleibes, aus welcher sie anfänglich entstanden waren, hineingezogen werden, obwohl auch eine andere Möglichkeit nicht auszuschliessen ist und zwar, dass diese Stränge der Fettdegeneration unterliegen; darauf könnten die osmierten Fetttröpfchen hindeuten, welche zu dieser Zeit nicht selten in den Spermatocyten wahrzunehmen sind.

Während die Centrosomen auseinandergehen, liegen sie unmittelbar der Kernmembran an, und in dem Masse, als sie weiter voneinander rücken, wandern auch die Radialstrahlen, welche bedeutend zahlreicher werden, und übertragen ihre Ansatzpunkte nach der Peripherie. Angesichts der allgemein angenommenen Meinung, dass zwischen den Centrosomen während dieses Prozesses eine besondere Centralspindel entsteht, haben wir am genauesten alle auch nur ein wenig geeigneten Fälle untersucht und können entschieden behaupten, dass bei Helix pomat. während der Prophasen weder in den Spermatocyten I. Ordnung, noch in den Zellen der darauffolgenden Generation keinerlei Faserchen, welche ununterbrochen zwischen den beiden Centrosomen ausgespannt seien, vorhanden sind. Da sich aber gewisse protoplasmatische Faserchen, die zu den beiden Strahlensystemen gehören, untereinander kreuzen, so kommen manchmal ziemlich täuschende mikroskopische Bilder zum Vorschein, welche, wahrscheinlich, Godlewsky veranlassten von dem Vorhandensein einer Centralspindel zu sprechen. Als Beispiel derartiger Verhältnisse kann unsere Figur 20 dienen, welche zwischen den Polen eine quasi-Spindel darstellt, von der hier selbstverständlich keine Rede sein kann.

Wenn die Centrosomen die entgegengesetzten Kernpole

erreichen, entfernt sich jedes von der Kernmembran und bleibt in einer gewissen Entfernung von dieser stehen (Fig. 6). Die die Centrosomen begleitenden Strahlensysteme sind in diesem Momente, d. i. am Ende der Prophasen ziemlich gut entwickelt; bei näherer Betrachtung der achromatischen Figur kann man ferner wahrnehmen, dass gewisse Fasern derselben, die zum Äquator ziehen, anscheinend mit ähnlichen Fasern der entgegengesetzten Seite verschmelzen und die Kernmembran entlang rücken, welche gerunzelt, auf dem Durchschnitte undeutlich, als ob sie (dem Liningerüste ähnlich) auf kleine Körnchen zerfallen wäre, erscheint.

Ebensolche Bilder (Fig. 6), an denen die erste Anlage der achromatischen Spindel zu sehen ist, veranlassten ohne Zweifel Bolles Lee die Entstehungsquelle der Spindel ausschliesslich in dem Kerne zu lokalisieren. Dieser Schluss ist aber ganz irrtümlich, weil die Untersuchung der entsprechenden Zellen zeigt, dass die Spindelfasern immer ausserhalb der Kernmembran ziehen, d. h. dass sie nicht in dem Kerne, sondern in dem Zellkörper liegen. Ausserdem verschwindet das Liningerüst, wie dies die Fig. 5 zum Vorschein bringt, wenn die Kernmembran noch vollkommen erhalten ist, ehe die Anlage der Spindel sichtbar wird, weswegen es auch in keinem Fall als Material zur Bildung der letzten dienen kann. Noch weniger kann man die Meinung von Platner und Zimmermann, welche die Entstehungsquelle der achromatischen Teilungsfigur in dem Nebenkern sehen wollen, annehmen erstens, weil die Strahlensysteme in den Zellen schon zu der Zeit zum Vorschein kommen, wenn der Nebenkern im allgemeinen seine Grösse noch behält, und zweitens, weil das Erscheinen desselben in den Spermatocyten II. Ordnung in keinem Zusammenhang mit dem Verschwinden der Protoplasmastrahlen ist. Auf Grund des Studiums einzelner Bildungsphasen der achromatischen Figur, des Parallelismus zwischen demselben und dem allmählichen Verschwinden des

cytoplasmatischen Netzes in ihrem Bereiche kamen wir persönlich, im Gegensatz zu den anderen Verfassern, die sich mit der Spermatogenese bei Helix beschäftigt haben, zum Schluss, dass das ganze achromatische Gebilde, einschliesslich mit der Kernspindel, aus den Faserchen des protoplasmatischen Gerüstes entsteht und sich später nach der beendeten Mitose wieder in dasselbe umwandelt.

Bald nach dem Erscheinen der Spindelanlage verschwindet die Kernmembran, die Chromosomen rücken gegen den Äquator und ordnen sich in seiner Ebene kranzförmig an, während die von den beiden Polen zum Äquator ziehenden Protoplasmastrahlen mit den Chromosomen in Verbindung treten und die achromatische Spindel bilden, deren einzelne Fäden schnell dicker werden und im Durchmesser $^1/_4$ μ (Fig. 7, 8) erreichen.

Wir analysierten die achromatische Figur in dieser am meisten entwickelten Gestalt und konnten jene komplizierte Differenzierung nicht feststellen, welche von Bolles Lee beschrieben wurde; er unterscheidet nämlich Spindelfasern, mit dünnsten Fäden zwischen denselben, einen hyalinen Körper („Hyaloplast"), welcher der Centralspindel entspricht, Polstrahlen und einen Antipodialkegel. In der That aber sind in diesem ganzen Gebilde, welches seine Entstehung, wie wir es gesehen haben, lediglich dem Protoplasma verdankt, nur zwei Teile wahrzunehmen (Fig. 8): 1. die Polstrahlung, deren Faserchen von dem entsprechenden Centrosoma abgehen, die Zellperipherie erreichen und zum Teil den Äquator der Zelle überschreiten, wo sie sich mit ähnlichen Fäden der entgegengesetzten Seite durchkreuzen (accessorische Strahlen — „Cônes accessoires" van der Strichts); 2. dickere Spindelfasern, die sich mit den Chromosomen verbinden und ohne Unterbrechung von dem einen zum anderen Pol ziehen, wobei die Zahl dieser Fasern genau der Zahl der Chromosomen entspricht.

Zwar sieht man hin und wieder an den Längs- und ins-

besondere an den schrägen Schnitten neben den dicken Fasern der achromatischen Spindel auch feinere Fäden, doch führt die nähere Betrachtung der entsprechenden Querschnitte ohne Zweifel zum Schluss, dass diese anderen Faserchen der Polstrahlungen vollkommen ähnliche Fäden nie zwischen den Spindelfasern oder im Innern der Spindel liegen, und dass sie nichts anderes sind als accessorische Strahlen. Es liegt ferner kein Grund vor, dem Raume, der sich in dem Achsenteil der Spindel befindet, eine selbständige Rolle zuzuschreiben, weil sich dieser Raum, der keine bestimmte Struktur weder in morphologischer, noch wahrscheinlich in chemischer Hinsicht besitzt, von dem s. g. Hyaloplasma des Zellleibes gar nicht unterscheidet und in den Lücken zwischen den Fasern mit demselben verschmilzt. Schliesslich halten wir uns für berechtigt zu behaupten, dass alle von den Polen zur Peripherie ziehenden Faserchen ganz identisch sind: sie haben nämlich dieselbe Dicke und Richtung, treten auf dieselbe Weise mit den Centrosomen in Berührung und erreichen die Zellmembran ohne sich mit dem cytoplasmatischen Netze zu verbinden.

Dass das ganze achromatische Gebilde aus Fäden oder Faserchen besteht — ist eine Thatsache, die keinem Zweifel unterliegt und durch Querschnitte deutlich bewiesen wird, an welchen die Fasern als Punkte, die untereinander mittelst Brücken nicht verbunden sind, erscheinen. Die achromatische Spindel in den Spermatocyten giebt dabei wegen der bedeutenden Dicke ihrer Fasern so lehrreiche Bilder in dieser Hinsicht, dass das von uns untersuchte Objekt ruhig der Aufmerksamkeit derer (Bütschli, Reinke, Eismond, Erlanger u. a.) empfohlen werden kann, welche die Strahlenfiguren der sich teilenden Zelle im Sinne der Theorie von Bütschli erklären wollen und welche dieselben als Systeme von Scheibchen betrachten, welche Wände von verlängerten geschlossenen Waben bilden[1]).

[1]) Wenn Provazek sagt, dass die Spindelfaden in diesem Stadium eine regelmässige charakteristische Körnelung führten, so muss man eine solche

Was die Art der gegenseitigen Verbindung zwischen den Spindelfasern und den Chromosomen anbetrifft, so dachten wir am Anfang, dass die letzten nur mit seiner Oberfläche an den Fasern haften, während eine eingehende Untersuchung der Längs- und besonders der Querschnitte der karyokinetischen Figuren zum Schluss führte, dass zwischen diesen beiden Gebilden eine innigste Verbindung stattfindet, welche eine Unterscheidung der Grenzen zwischen denselben unmöglich macht. Dieser Umstand kann unserer Ansicht nach nur auf diese Weise erklärt werden, dass die halbflüssige Masse der Chromosomen die achromatischen Fäden umfliesst und schliesslich mit diesen ein untrennbares Ganzes bildet. Für diese Erklärung sprechen auch die Bilder, die manchmal am Anfang der Anaphasen wahrzunehmen sind, wenn die Chromosomen ihre sphärische Form in eine birnförmige umwandeln, wobei ihre den entsprechenden Polen zugewandten Enden allmählich dünner werden und schliesslich vollkommen verschwindend, mit den achromatischen Fasern scheinbar zusammenfliessen (Fig. 9).

Sowohl die Spindelfasern, als auch die Fäden der Strahlensysteme ziehen auch hier zu den Centrosomen, welche während der Prophasen der mitotischen Teilung, wie dies Murray beschrieben hat, bedeutend grösser und in dem Stadium des Äquatorialkranzes schon bei schwacher Vergrösserung sichtbar werden. An mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten erscheinen dieselben am häufigsten als intensiv schwarze sphärische Klümpchen; aber nach einer längeren Differenzierung in Eisenalaun, wie auch nach der Färbung der Schnitte mit Safranin und Methylgrün gelingt es gewöhnlich im Innern jedes Centrosomas ein kleines Körnchen — die Centriole nachzuweisen. Wenn wir die letztgenannten Bilder bei der besten Beleuchtung und bei sehr starken Vergrösserungen untersucht

Beobachtung für ebenso irrtümlich halten, wie die Behauptung, dass in der Spindel Centralfasern vorhanden sind.

haben, haben wir immer feststellen können, dass die achromatischen Fäden nie in die Centrosomen hineingehen, weswegen wir auch mit Bolles Lee nicht übereinstimmen, dass diese Gebilde Reste der Nebenkerne darstellen, um so mehr da gegen diese Erklärung das von uns beschriebene und abgebildete allmähliche Wachstum dieser Organe von dem Ruhestadium an spricht[1]).

Sobald sich die Chromosomen in der Äquatorialebene der Zelle befinden, treten in ihnen sehr interessante Erscheinungen vor, welche merkwürdigerweise von den früheren Erforschern der Geschlechtsdrüse der Schnecke unbemerkt blieben. Die am Anfang meistenteils sphärischen oder ovalen Chromosomen recken sich später aus oder vielleicht, besser gesagt, zerfliessen längs den achromatischen Fäden in entgegengesetzter Richtung, nehmen Hantelform an und zerfallen schliesslich in je zwei sphärische Tochterchromosomen von ganz gleicher Grösse (Fig. 8 und 9). Zur Bestätigung der schon früher ausgesprochenen Meinung von der Konsistenz der Chromatinsegmente wollen wir bemerken, dass der beschriebene Prozess genau die Veränderungen, welchen ein Quecksilbertropfen unter dem Einfluss der auf seine Pole wirkenden amalgamierten Nadeln unterliegt, repräsentiert. Es bleibt noch hinzuzufügen, dass sich die Chromosomen nicht immer so einfach und regelmässig teilen, wie dies von uns

---

[1]) Dieses Wachstum der Centrosomen während der ersten Hälfte der Karyokinese, welche, wie bekannt, eine sehr verbreitete Erscheinung darstellt, ist in dieser Hinsicht sehr interessant, weil er einen gewissen Anhaltspunkt für die Erklärung des scheinbaren Fehlens der Centrosomen in vielen ruhenden Zellelementen gibt. In der That, wenn die Centrosomen in den Spermatocyten bei Helix im Stadium des Äquatorialkranzes mit Hilfe des Apochromats 8 mm nachgewiesen werden können, wenn sie ferner im Ruhezustand lediglich unter den stärksten Linsensystemen zu sehen sind, was muss man von der Grösse dieser Elemente in jenen ruhenden Zellen denken, in welchen sie sogar während der Karyokinese nur sehr schwer wahrzunehmen sind; in gewissen Fällen sind die Centrosomen während der Ruhe wahrscheinlich so klein, dass sie an der Grenze des Sichtbaren unter dem Mikroskope stehen.

soeben angegeben worden ist; in den Zellen, wo die Chromatinsegmente etwas eckig, sogar viereckig, erscheinen oder wo sie ihre ursprüngliche Form von Ringen behalten, sind die Bilder teilweise undeutlich, die Beobachtung zeigt aber, dass auch hier die Teilung nach demselben Typus vor sich geht. Auf diese Weise sehen wir in den Spermatocyten I. Ordnung bei Helix eine Querteilung der Chromatinsegmente — d. h. den Prozess, welcher in den Theorien von Weissmann und Roux von der qualitativen Reduktion des Kernchromatins eine so wichtige Rolle spielt.

Während der Verschiebung nach den Polen bleiben die beiden Gruppen der Tochterchromosomen untereinander mittelst Fadenbündeln verbunden, welche den Namen Interzonal- oder Verbindungsfasern tragen. Zur Zeit ist fast allgemein die Meinung von Hermann angenommen, nach der diese Fasern die Fäden der Centralspindel darstellen sollen, welche in den früheren Stadien der Karyokinese durch die oberflächliche Schicht der Zugfasern verdeckt sind und erst während der Anaphasen sichtbar werden, als die Tochterchromatinsegmente und die an dieselben befestigten Halbspindelfasern, auseinandergehen und sich den Polen nähern. Diese Erklärung kann aber auf unseren Fall selbstverständlich nicht bezogen werden, erstens weil bei uns eine besondere Centralspindel fehlt, zweitens weil sich hier offenbar die Interzonalfasern in der innigsten Verbindung mit den Tochterchromosomen befinden. Auf den letzten Umstand richteten in Bezug auf andere Objekte die entsprechende Aufmerksamkeit van Beneden, Boveri, Herla, Mitrophanow u. a. Alle diese Verfasser waren dabei zu der Auffassung geneigt, dass die Verbindung zwischen den Tochterchromatinsegmenten bei ihrem Auseinandergehen mittelst jener Lininfäden zu stande kommt, welche bei der Bildung der Mutterchromosomen beteiligt waren. Aber auch diese Erläuterung kann kaum für richtig gehalten werden und jedenfalls kann sie keine allgemeine Gültigkeit

haben. Wenn wir die Figuren 8, 9, 10 und 11, welche die Zellbilder während der zweiten Hälfte der Karyokinese darstellen, zusammenstellen, so fällt zunächst in die Augen, dass in diesen Stadien die achromatischen Fasern zwischen den Polen und Chromosomen nicht nur nicht dicker werden, wie dies beim Vorhandensein wirklicher Zugfasern zu erwarten wäre, sondern sie werden in dem Masse, als die Verbindungsfasern, mit den sie die ganze Zeit hindurch das gleiche Kaliber behalten, sich verlängern, sogar dünner. Dieser Umstand, welcher auf den innigsten Zusammenhang zwischen den Fäden beider Art hindeutet, lässt uns die Interzonalfasern lediglich als Äquatorialteile der Fasern der achromatischen Spindel betrachten, die deswegen von dem einen bis zum anderen Centrum ohne Unterbrechung ziehen müssen.

Gleichzeitig mit den beschriebenen Veränderungen der Chromosomen während der Anaphasen (Fig. 10) findet auch das Wachsen des Zellkörpers statt, dieser dehnt sich in der Längsrichtung aus und die Pole nähern sich der Zellperipherie zu. Im Zusammenhang damit werden die Fasern der achromatischen Spindel viel länger und in der ganzen Länge gleichmässig dünner. Wenn eine solche Vergrösserung der Spindel anfänglich durch die Ausdehnung ihrer Fasern vollständig erklärt werden kann, so muss man später, nämlich wenn sie ihre höchste Entwickelung erreicht und aus gekrümmten Fäden besteht, welche mit ihren Winkeln gegen die Zellmembran gerichtet sind, auch das aktive Wachstum dieses Gebildes annehmen. Andrerseits werden die Radialstrahlen kürzer, wobei gewisse von ihnen, falls die Centrosomen die Zellmembran erreichen, vollständig verschwinden, nämlich jener Teil, der seiner Lage nach dem Antipodialkegel van Benedens entspricht, während die accessorischen Fasern schliesslich nicht mehr bis zur Äquatorialebene reichen und die Fasern der entgegengesetzten Seite durchzukreuzen aufhören. Im allgemeinen ist aus dem Studium der betreffenden Figuren

der Schluss zu ziehen, dass sich das achromatische Gebilde auch während der Anaphasen in konstanter Bewegung befindet, welche der Wanderung der Centrosomen vollkommen entspricht; die Wanderung kommt in den typischen Fällen (Fig. 10, 11 und 12) erst am Ende der Mitose zum Abschluss.

Die Centrosomen werden in der zweiten Hälfte der Karyokinese bedeutend kleiner und das Auffinden von Centriolen wird dann sehr schwierig. Diese haben eine eckige- bezw. dreieckige Form oder sind linienförmig ausgezogen; auf mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten sehen sie ferner wie kompakte oder körnige Massen und Ringe, die aus Reihen von Körnern bestehen aus; alle diese Bilder sind aber so unbeständig und so wenig ausgeprägt, dass es unmöglich ist ihnen irgend welche besondere Bedeutung zuzuschreiben. Allen diesen Veränderungen ist nur eine Abplattung des Centrosomas gemein, welche höchstwahrscheinlich im Zusammenhang mit dem sich vorbereitenden Zerfall desselben in zwei kleine nebeneinanderliegende Körner steht. Diese Teilung, welche mit einer Verminderung der Centrosomensubstanz verbunden ist, findet manchmal schon am Ende der Anaphasen statt, gewöhnlich aber kommt sie erst im nächsten Stadium zu stande[1]).

Wenden wir jetzt unsere Aufmerksamkeit auf die Telophasen der mitotischen Teilung, während welcher die Einschnürung des Zellleibes der Spermatocyten zustande kommt, so müssen wir folgende Hauptmomente hervorheben. Wenn sich die Chromosomen in einem gewissen Abschnitte gruppieren und rings um diese die Kernmembran entsteht, gehen die Strahlen der

[1]) Beim Vergleichen der Figuren 6, 8 und 12, als auch der Figuren 20 und 23 ist es unmöglich zu übersehen, dass die Tochterzellen zwar reduzierte, aber ihrer Grösse nach die Centriolen doch bedeutend übersteigende Centrosomen bekommen. Infolgedessen können wir der Meinung von Vejdovsky und Mrazek nicht zustimmen (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 62. 1903), welche die Centrosomen für unbeständige Gebilde halten und die Rolle der Zellorgane lediglich den Centriolen zuschreiben.

achromatischen Figur, welche noch vor kurzem (Fig. 11) gut entwickelt war, allmählich verloren, indem sie dem gewöhnlichen cytoplasmatischen Netz Platz machen. Besonders gut, beinahe schrittweise ist diese Umwandlung an dem äquatorialen Teile der Spindel zu verfolgen, welcher bis auf einen kleinen Rest, der in die Zellen der folgenden Generation übergeht, reduziert wird und an der Grenze zwischen den Tochterzellelementen entweder eine Reihe von Zwischenkörperchen, oder eine einzige, manchmal doppelte dunkel gefärbte Linie (Fig. 12) enthält, Dieser äquatoriale Spindelrest behält seinen faserigen Bau auch in den Spermatocyten II. Ordnung bei und vertritt gewissermassen die Stelle der fehlenden typischen „Zellkoppeln".

Die infolge des beschriebenen Prozesses entstandenen Spermatocyten II. Ordnung befinden sich anfänglich, trotz der Behauptung von Platner, Bolles Lee und Prowazek, in absoluter Ruhe, welche sich seitens des Kernes in der Membranbildung und in der Erscheinung des Liningerüstes, seitens des Zellkörpers im Verschwinden der Protoplasmastrahlen und in der Entstehung der Nebenkerne ausdrückt.

Was die letzteren anbetrifft, so glaubt Bolles Lee, dass sie auf Kosten der verschwindenden Fasern des Polabschnittes der achromatischen Spindel entstehen, aber nach unseren Beobachtungen entsprechen die zu Gunsten dieser Auffassung ausgeführten Gründe dieses Autors nicht den Thatsachen. An unseren Präparaten fanden wir mit merkwürdiger Beständigkeit nicht nur in den Spermatocyten, sondern auch in den Spermatiden, dass der Nebenkern in dem Zellleibe erst dann erscheint, wenn schon alle oder wenigstens die überwiegende Mehrzahl der achromatischen Fäden verschwunden sind und rings um die Centrosomen dem protoplasmatischen Netz Platz geräumt haben, wenn ferner der Kern die für ihn gewöhnliche runde oder ovale Form bekommen hat — mit einem Worte, wenn die Zelle schon in die Phase der vollen Ruhe eingetreten ist. Andererseits erscheint

die erste Anlage des Nebenkernes nicht in der Form von Verdickungen an den achromatischen Fäden, wie dies Bolles Lee beschreibt, sondern als ein Komplex kleiner durchsichtiger Klümpchen (Fig. 13, vergl. Fig. 23), die bald zu einer beinahe homogenen trüben Masse verschmelzen. In morphologischer Beziehung sind diese Nebenkerne vollkommen mit den entsprechenden Gebilden der Spermatocyten I. Ordnung identisch: sie nehmen dieselbe Lage gegenüber den Centrosomen ein, verhalten sich ähnlich gegen Fixierungsreagentien und Farbstoffe und unterscheiden sich lediglich durch ihre Form, indem sie solide, gleichmässig verteilte Massen ohne jene Verdickungen ihres peripheren Teiles, welche dort Stäbchen simulieren, darstellen.

Im Gegensatz dazu, was von uns in den Spermatocyten I. Ordnung beschrieben wurde, sind die ersten Zeichen der sich vorbereitenden mitotischen Teilung hier nicht an dem Kerne, sondern an dem Zellleibe wahrzunehmen und bestehen in einem Auseinandergehen der Centrosomen und im Entstehen von Strahlenfiguren rings um dieselben. Die Teilung selbst repräsentiert übrigens in den Hauptzügen den bei den Zellen der vorherigen Generation genau besprochenen Prozess, und unterscheidet sich von jenem durch wenige Details.

Die immer paarigen Centrosomen in den Spermatocyten II. Ordnung ragen gewöhnlich ein wenig über die Oberfläche des Zellleibes (Fig. 14) hervor; nur selten liegen sie an der Kernmembran (Fig. 13) oder in kleiner Entfernung von dem Kern (Fig. 16). Bald gehen sie, einen Bogen beschreibend, auseinander, um die entgegengesetzten Kernpole zu erreichen und nähern sich in den zwei letzten Fällen früher oder später der Zellmembran.

Auch hier werden die Centrosomen zu Insertionspunkten für die Radialstrahlen, die teilweise die Zellperipherie erreichen, zum Teil in zwei kegelförmigen Bündeln den Kern umfassen. Auf Kosten

der letzteren Strahlen entsteht ebenso, wie während der Mitose der Spermatocyten I. Ordnung, die achromatische Spindel (Fig. 13 und 18), deren einzelne Fäserchen, nachdem sie mit den Chromosomen in Verbindung treten und sich untereinander vereinigen, viel dicker werden und sich auf diese Weise von der übrigen Masse der Protoplasmafäden absondern (Fig. 19 und 20). Es ist interessant, dass in den Zellen, die von der vorherigen Teilung Reste der achromatischen Spindel behalten haben, die Polstrahlen der neuen achromatischen Figur (Antipodialkegel) mit den Fäden jener in Verbindung treten (Fig. 13), — was den Beweis dafür liefert, dass die Achsen der beiden Teilungen der Spermatocyten, wenn auch nicht immer, wenigstens meistens übereinstimmen.

Die Nebenkerne teilen sich während der Wanderung der Pole in zwei Hälften, welche die Centrosomen begleiten und durch die Strahlen in einzelne streifen- oder bandförmige Abschnitte gewissermassen getrennt sind (Fig. 15 und 17). Die letzteren zerfallen manchmal schon am Anfang der Prophasen in kleine unter dem Mikroskop kaum unterscheidbare Körner (Fig. 13 und 16), in anderen Fällen behalten sie ihre anfängliche Gestalt etwas länger — bis zur Mitte oder zum Ende der Prophasen (Fig. 18), schliesslich aber werden sie doch desintegriert und ihre Reste entziehen sich von dem Stadium des Äquatorialkranzes an bis zur Bildung der Spermatiden der Beobachtung.

Was den Kern dieser Zellen anbetrifft, so zeigt er anfänglich das gewöhnliche Chromatingerüst, welches dem Ruhezustand eigen ist (Fig. 14 und 15), und erst nach einer ganzen Reihe von Umlagerungen 24 länglich-ovale Chromosomen ohne irgendwelche Spur von echten Kernkörperchen zu enthalten. Die Bildung der Tochterchromosomen in den Spermatocyten II. Ordnung tritt schon ziemlich früh zum Verschein, nämlich wenn noch die Kernmembran (Fig. 13 und 16) vorhanden ist, und kommt

trotz der Behauptung von Bolles Lee und Prowazek[1]) mit einer Längs-, aber nicht einer Querteilung zu stande, wobei die beiden Hälften untereinander in Berührung bleiben. Im Stadium des Äquatorialkranzes treten diese Chromosomen während des Schwundes der Kernmembran mit den Spindelfasern in Verbindung und haben dann das Aussehen von kurzen hufeisenförmigen Segmenten, deren freie Enden manchmal unwillkürlich den Vergleich mit Tetraden hervorrufen (Fig. 19).

Während der Anaphasen der mitotischen Teilung gehen die Tochterchromosomen zu den Polen auseinander und bewegen sich entlang der Fäden der achromatischen Spindel, welche hier ebenfalls in dem Masse, als der Zellleib sich in die Länge ausdehnt, dünner werden (Fig. 21). Bald darauf teilt sich auch der letztere und das Centrosoma (Fig. 22) und der ganze karyokinetische Prozess wird mit der Entstehung zweier Spermatiden aus einer Zelle beendigt. Die Spermatiden sind manchmal untereinander mittelst eines kleinen homogenen Restes der achromatischen Spindel verbunden und enthalten ausser dem Hauptkerne noch je einen Nebenkern und je zwei Körnchen, die anfänglich an der Peripherie liegen und die Centrosomen darstellen (Fig. 23 und 24)[2]).

Gehen wir jetzt zu der letzten der von uns gestellten Fragen über, ob nämlich bei Helix während der Spermatogenese eine Reduktion von Chromosomen stattfindet und worauf diese beruht, — so wollen wir auf die Beschreibung jener komplizierten Veränderungen, welche die Chromatinsubstanz der Spermato-

[1]) Prowazek beschreibt und zeichnet Bilder, die mit den von uns an den Figuren 13 und 16 abgebildeten vollkommen identisch sind, giebt für dieselben die gleiche Erklärung, bezieht sie aber sonderbarerweise auf die Spermatogonien resp. auf die Spermatocyten I. Ordnung.

[2]) Diese Erscheinung ist an unseren Präparaten so konstant, dass man an die Genauigkeit der Beobachtungen von Godlewsky (17) und Korff (18) zweifeln muss, von denen der erste in den Spermatiden nur ein einziges, und der zweite sogar drei Centrosomen beschrieben hat.

gonien erleidet, nicht näher eingehen. Die von Bolles Lee in dieser Richtung vorgenommenen Untersuchungen sind so genau und vollständig, dass unsere eigenen Beobachtungen nichts Bemerkenswertes hinzufügen könnten; ausserdem haben wir uns überzeugt, dass es bezüglich der qualitativen Reduktion der Chromosomen in diesen Zellen kaum möglich ist über Vermutungen und Hypothesen hinauszugehen.

Was die Spermatocyten anbetrifft, so findet, wie schon oben gesagt, bei der ersten Teilung derselben eine Querspaltung der Chromosomen resp. eine qualitative Reduktion statt, während bei der zweiten Teilung die Chromatinsegmente eine gewöhnliche Längsteilung erleiden. Bei der letzten Mitose kann ferner keine Rede von einer quantitativen Reduktion, wie dies Bolles Lee annimmt, sein: wenn zwischen den beiden Teilungen der Spermatocyten ein Stadium voller Ruhe eingeschoben ist, so ist es ja selbstverständlich, dass in den Spermatocyten II. Ordnung der Spaltung nicht die Tochterchromosomen der Zellen der vorherigen Generation unterliegen. Es ist nur sicher, dass während der Prophasen der letzten Mitose die Chromatinsegmente sich nur unbedeutend vergrössern und dass dementsprechend die Spermatiden viel weniger Chromatin erhalten, als die in den Spermatocyten befindliche Menge.

Erinnern wir uns ferner, dass die von uns auf Grund zahlreicher Beobachtungen bestimmte Zahl von Chromatinsegmenten für die Spermatocyten I. und II. Ordnung 24 beträgt, und dass dieselbe Zahl von Chromosomen von allen Forschern als typisch für die Kerne der Spermatogonien betrachtet ist. Wenn wir dazu hinzufügen, dass vom Rath auch in den somatischen Zellen von Helix je 24 Chromosomen sah, so könnte man meinen, dass kein Grund vorhanden sei eine Verminderung der Zahl derselben während der Spermatogenese anzunehmen. Dennoch hat uns die Beobachtung der karyokinetischen Figuren im Epithel der Lebergänge der Schnecke überzeugt, dass vom

Rath beim Zählen der Chromatinsegmente einen Fehler begangen hat. Dieser wird leicht dadurch erklärt, dass die Chromosomen in den Gewebszellen das Aussehen von kurzen und gekrümmten Stäbchen haben, die stellenweise dicht nebeneinander liegen. Deswegen konnten auch wir die Zahl von Chromosomen, die typisch für die somatischen Zellen von Helix sein soll, nicht ganz genau feststellen. Trotzdem haben unsere Beobachtungen gezeigt, dass während der Anaphasen die Zahl von Tochterchromatinsegmenten in den Epithelzellen 24 oder sogar 30 weit übersteigt. Und wenn der Fall so ist, so ist der Gedanke nahe, dass die numerische Reduktion bei Helix in der That zustande kommt und dass die Geschlechtsdrüse der Schnecken bezüglich der Spermatogenese keine Ausnahme unter den anderen besser studierten Objekten bildet. Gleichzeitig kommen wir indirekt zur Bestätigung der Meinung von Ancel, nämlich dass der beschriebene Prozess bei Helix während der Differenzierung der Spermatogonien aus den primordialen Geschlechtszellen stattfindet, welche — nebenbei gesagt — den hier ebenfalls vorhandenen jungen Eiern ähnlich sind; dieser letzte Umstand entkräftet bedeutend wegen der Möglichkeit die Elemente beider Art untereinander zu vermischen, den Wert des direkten, von Ancel angeführten Beweises, nämlich der Zählung von Chromosomen in den primordialen Geschlechtszellen.

Zum Schluss muss man noch gewisse Bemerkungen über die Entstehung der Nebenkerne und die Rolle, welche der achromatischen Figur in der Mechanik der Mitose zugeschrieben wird, machen.

Schon oben waren die Gründe angeführt, weshalb man die Nebenkerne nicht auf schwindende protoplasmatische Faden, wie dies Bolles Lee annimmt, zurückführen kann. Andererseits zeigt sich, dass auch die Ansicht von Ancel nicht stichhaltig ist, welcher die Entstehung der Nebenkerne durch Zusammenschmelzen von intracytoplasmatischen Fäden und Klümpchen,

welche ursprünglich in dem ganzen Zellkörper zerstreut waren, erklärt. So einer Erklärung widerspricht vor allem die Thatsache, dass diese und jene Gebilde sich verschieden gegen Konservierungsflüssigkeiten verhalten und z. B. bei Anwendung unseres fixierenden Gemisches aus Sublimat, Osmium und Essigsäure sind die Nebenkerne überall in ruhenden Zellen sichtbar, während man die Zelleinschlüsse nur in der schmalen peripheren Schicht der Objekte, auf welche vorzugsweise die Osmiumsäure gewirkt hat, auffindet. Weiter bekommt man oft in denselben Zellelementen neben massenhaften Stäbchen und Klümpchen wohl entwickelte Nebenkerne zu sehen, und endlich erscheint von Ancels Standpunkt ganz unverständlich, warum der Nebenkern fast plötzlich erscheint, als ob er sich aus dem umgebenden Medium auskrystallisiert hätte.

Wir haben gesehen, dass bei gewöhnlichen Umständen die Nebenkerne im Anfange der Mitose auf einzelne Fragmente zerfallen, welche die Pole begleiten und dabei auf immer kleinere zu Ende der Prophasen der Beobachtung schon ganz entschwindende Teilchen zerfallen; wenn aber die Zellen in das Stadium vollkommener Ruhe eintreten, erscheint der Nebenkern wieder in unmittelbarer Nähe der Centrosomen. Auf diese Weise zeigt der typische Teilungsvorgang zweifelsohne auf den Zusammenhang zwischen der Verschiebung der Pole und der Nebenkernsubstanz, bringt aber keine endgültige Entscheidung der Frage über die Genese dieser Gebilde. Deshalb verdienen die zwar seltenen, schon von Murray verzeichneten Fälle, wo die Überreste des Nebenkerns in Form von kleinen Kügelchen und Klümpchen während der ganzen Mitose erhalten bleiben und nach deren Beendigung miteinander zusammenschmelzen, desto grössere Aufmerksamkeit: derartige Bilder machen die Vermutung, dass der Nebenkern sich jedes Mal de novo bildet, ganz unwahrscheinlich und zwingen zu der Annahme, dass dieser eine Anhäufung einer besonderen Substanz darstelle, welche wie

andere Organe — Kern, Centrosomen, von einer Zellgeneration auf die andere übergeht und dabei wächst, was besonders beim Vergleichen der Grösse dieser Gebilde in den Spermatogonien und Spermatocyten in die Augen fällt[1]).

Mit Rücksicht auf den engen Zusammenhang zwischen den Centrosomen und den Nebenkernen, kann man kaum anzweifeln, dass den letzten eine gewisse physiologische Bedeutung gehört. Sie als „Abfälle ohne Funktion" (B. Lee, Ancel) nur deshalb zu betrachten, weil sie bei dem Aufbau von Spermatozoen nicht teilnehmen, erscheint mindestens gewagt.

Wir übergehen jetzt zur achromatischen Figur und beabsichtigen nachzuforschen, wie sich unsere Ergebnisse zu den Versuchen einer mechanischen Erklärung der Mitose, denen der Gedanke von der Kontraktilität oder Anspannung der Fäden der radiären Systeme und der achromatischen Spindel zu Grunde gelegt war, verhalten. Diese Erklärungen erscheinen bekanntlich bei weitem nicht vollständig: die Polteilung, die Chromosomenbildung und deren Zerfall auf Tochterelemente beiseite lassend, beschäftigen sie sich hauptsächlich mit dem Auseinandergehen der Centrosomen, der Einschnürung des Zellleibes und der Verschiebung der Tochterchromosomen zu den Polen.

Als Ursache der erstgenannten Erscheinung nimmt die Mehrzahl der Untersucher das Erscheinen und das Wachstum zwischen den Centrosomen einer besonderen Centralspindel. Dabei wird ganz ausser Sicht gelassen, dass diese Spindel nicht immer ein morphologisch gesondertes Gebilde darstellt und in

1) Zu Gunsten einer solchen Ansicht sprechen auch die interessanten Beobachtungen von R. Erlanger (Zoolog. Centralbl. IV. 1897) über Spermatocyten der Blatta germanica: hier zerfällt der Nebenkern oder Idiosoma nach der Terminologie von Meves auf ziemlich grosse Körner, welche man Schritt für Schritt während des ganzen karyokinetischen Prozesses bei ihrer Verschiebung mit den Polen verfolgen und ihren Anteil bei der Bildung neuer Nebenkerne beobachten kann.

manchen Fällen, z. B. in den spermabildenden Zellen der Schnecke, vollständig fehlt.

Wenn aber andererseits L. Drüner und nach ihm H. Braus, welche in der ersten Zeit der Mitose keine Spindel beobachtet haben, meinen, dass die von beiden Centrosomen ausgehenden Radialstrahlen bei ihrem Wachstum aufeinander stossen und durch ihr Bestreben auseinander zu gehen, die Centrosomen auseinander ziehen, so kann ihre Erklärung schon deshalb nicht angenommen werden, weil die wachsenden Strahlen sich in wenig resistentem Zellsafte (K. Kostanecki) den Weg bahnen; jedenfalls ist sie an unser Objekt (Fig. 4) nicht anwendbar, wo im ersten Momente des Auseinandergehens der Pole beide Strahlensysteme nebeneinander liegen, ohne dass sich ihre Fasern kreuzen. — Weiter stehen die Ergebnisse unserer Untersuchungen im schroffen Gegensatze zu der bekannten Lehre von M. Heidenhain, welcher die Polverschiebung und die Teilung des Zellleibes durch Spannungsverhältnisse von Protoplasmastrahlen, die sich mit einem Ende an die Centrosomen und mit dem anderen an die Zellmembran befestigen, erklärt. In der That, wenn die Strahlensysteme nur in einem Teile des Zellleibes sich befinden und erst später in gegenüberliegenden Richtungen sich verschieben und die ganze Zelle umfassen, so kann gewiss keine Rede von der Befestigung dieser Strahlen an der Peripherie der Zelle sein. Demzufolge fällt eine der notwendigen Bedingungen aus, bei welchen die Strahlen diesen oder jenen Grad der elastischen Spannung entwickeln und dadurch das Auseinanderschieben der Centren hervorrufen können. Wenn wir folglich das Gesagte zusammenfassen, müssen wir zugeben, dass die Bewegung der Centrosomen von Veränderungen irgend welchen Teiles der achromatischen Figur unabhängig ist und, höchst wahrscheinlich, als selbständige, ihnen einwohnende Funktion erscheint.

Es ist interessant zu bemerken, dass für die Prophasen

der Teilung sogar so ein überzeugter Anhänger der Heidenhainschen Theorie, wie K Kostanecki für unmöglich hält den Strahlensystemen einen aktiven Anteil zuzuschreiben und diesen eine bedeutsame Rolle erst in der zweiten Hälfte der Karyokinese zuschreibt: zu dieser Zeit befestigt sich, seiner Ansicht nach, ein Teil der Strahlen an die Äquatorialebene der Zelle und ruft hier durch seine kleinen Bewegungen die Bildung einer besonderen Schicht, deren Bau an die Zellmembran erinnert, hervor und verursacht später durch seine Kontraktionen die Teilung des Zellleibes. Mit Rücksicht auf diese Lehre, sowie auf die ähnlichen Ansichten von M. Heidenhain und L. Rhumbler[1]) ist zu bemerken, dass die Strahlensysteme bei ihrer Verschiebung der Peripherie der Zelle entlang mit einem Teile ihrer Fibrillen in einem gewissen Momente an die Zellmembran in die Äquatorialebene anstossen können. Wenn wir aber die Frage stellen, ob sich dabei die genannten Fibrillen befestigen, so muss diese verneint werden. Aus dem Studium der aneinander folgenden Bilder bei der Karyokinese ist es unmöglich, den Schluss nicht zu ziehen, dass die Strahlensysteme ihre Lage im Zusammenhange mit der Verschiebung der Centrosomen verändern und solange die letztere im Gange ist, auch der ganze fibrilläre Apparat in Bewegung bleibt. Unterdessen haben wir bezüglich der Spermatocyten der I. Ordnung gesehen (Fig. 10, 11, 12), dass die Centrosomen ihre Lage an der Zellmembran erst nach der vollbrachten Teilung des Zellleibes erreichen, woraus folgt, dass die radiären Strahlen während der Telophasen ihre Beweglichkeit bewahren und folglich nicht als kontraktile Elemente wirken können.

[1]) Was andere Seiten der sehr durchgearbeiteten Lehre von Rhumbler betrifft, so können wir die schon deshalb nicht beurteilen, weil unsere Untersuchungen über die Struktur der achromatischen Figur uns in gegebenem Falle zu einer Ansicht geführt haben, welche der durch diesen Autor seiner Lehre zu Grunde gelegten Ansicht diametral gegenübersteht.

Einen anderen Standpunkt vertritt in der Erklärung dieses Vorganges F. Meves. Er meint, dass die subäquatorialen Fasern bei ihrem Wachstum eine Vortreibung der Zellwand an den Insertionsstellen verursachen, demzufolge sich dahin aus der Äquatorialgegend die interfibrilläre Substanz verschiebt und eine kompensatorische Einfältung bildet. Wir sind mit Meves ganz einverstanden, dass ein Teil der Erscheinungen z. B. in unserem Falle der Zerfall der Nebenkerne zu der achromatischen Figur im innigsten Verhältnisse steht; doch sind wir nicht geneigt die Ursache dieser Erscheinungen in den Eigenschaften der Fibrillen, welche diesen als morphologischen Gebilden eigen sind, zu erblicken. Dazu müssten die Protoplasmastrahlen eine beträchtliche Resistenz, nach der Aussage von Meves selbst, wenigstens eine ebensolche Stärke und Widerstandsfähigkeit, wie die Flimmerhaare, besitzen. Und dass die Strahlen keine solche Eigenschaften besitzen, ist aus den Beobachtungen desselben Meves an Spermatogonien und Spermatocyten von Salamandra ersichtlich, in welchen bei der mitotischen Teilung die Polstrahlung während der Meta- und Anaphasen verschwindet, um während der Telophasen wieder gut entwickelt zu erscheinen. Ohne analogische Beobachtungen anderer Autoren anzuführen, wollen wir uns mit der Bemerkung beschränken, dass auch auf dem von uns untersuchten Objekte eine Abkürzung und sogar völliges Verschwinden der achromatischen Fäden (des Antipodialkegels) beobachtet wurden, ohne dass sich diese Veränderungen im mindesten an den äusseren Umrissen der Zellen abgespiegelt hätten.

Schliesslich über die Frage von der Verschiebung der Tochterchromosomen zu den Polen existiert eine einzige Theorie von van Beneden, erweiterte und ergänzte von Boveri welche heutzutage durch die Mehrzahl der Forscher der Karyokinese geteilt wird. Dabei wird nach van Beneden eine solche Umgruppierung der Chromatinsegmente durch Kontrak-

tion der Zugfasern verursacht, während Boveri bei diesem Vorgange eine wichtige Rolle den Fäden des Antipodialkegels zuschreibt, welche er sogar mit Muskelfibrillen vergleicht. Dass aber die radiären Strahlen gar keine Beziehung zu der Verschiebung der Tochterchromosomen haben, wird vollständig durch jene Fälle (Fig. 19) bewiesen, wo ihrer Lage nach dem Antipodialkegel entsprechende Fibrillen schon zu der Zeit spurlos verschwinden, als die Chromosomen noch in der Äquatorialebene liegen. Anderseits kann man eine Kontraktion der die Chromosomen mit den Polen verbindenden Fasern ebenfalls nicht annehmen. Wie oben nachgewiesen wurde, existieren in den Spermatocyten der Schnecke keine besonderen Zugfasern und die Spindelfäden, welche ununterbrochen von einem Centrosoma zum anderen übergehen, werden während der Anaphasen nicht nur nicht dicker, sondern sogar sichtbar dünner. — Was die Bedeutung der Spindel betrifft, ist nur das eine unzweifelhaft, dass ihre Fibrillen den Weg weisen, auf welchem sich die Tochterchromosomen gegen die Pole verschieben. Auf Grund einer solchen Funktion und morphologischer Eigenschaften sollte sie eher der Hermannschen Centralspindel entsprechen [1]).

Aus dem Gesagten folgt, unserer Ansicht nach, der grundlegende Schluss, dass von zwei Gruppen von Lehren, welche zur Erklärung der Mechanik der Mitose vorgeschlagen sind, die Zukunft denjenigen gehört, welche die Strahlensysteme, als den äusseren Ausdruck für an den Polen lokalisierte Kräfte betrachten. Es soll aber nicht unerwähnt bleiben, dass einstweilen auch die

1) Wenn wir noch zufügen, dass analogische Verhältnisse, nämlich das Fehlen besonderer Zugfasern auch in anderen Zellen gefunden waren (von Lauterborn bei Diatomeen, von Henneguy im Embryonaldiscus der Forelle, von Erlanger und Carnoy mit Lebrun bei Ascaris megaloceph., von uns in den Blastomeren geschwanzter Amphibien und in Spermatocyten der Säugetiere), so wird der Gedanke verständlich, die Centralspindel im Gegensatze zu der verbreiteten Ansicht, als ein phylogenetisch älteres und physiologisch wichtigeres Gebilde zu betrachten, angesichts dessen die Zugfasern nur als eine sekundäre Komplikation der ganzen achromatischen Figur erscheinen.

dynamische Theorie uns das Verständnis des Zellteilungsprozesses nicht näher rückt: wenigstens stellen die vorhandenen Versuche in dieser Richtung nichts anderes vor, als einfache, manchmal recht fernliegende Analogien und in diesem Falle beziehen sie sich sogar nur auf die Bildung der achromatischen Figur, ohne auf die wichtigsten karyokinetischen Probleme, nämlich die Formierung der Chromosomen und Einschnürung des Zellleibes einzugehen.

Sämtliche Abbildungen waren von uns mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates (Projektion auf den Arbeitstisch) mit Zeiss' Ölapochromat 2 mm und Ocular compens. 6 (Fig. 13 bei ausgeschobenem Tubus) gemacht. Nach dem, was im Text gesagt wurde, bedürfen die Abbildungen keiner besonderen Erklärung. Es genügt zu bemerken, dass die Figuren 1—12 Spermatocyten erster Ordnung, Figuren 13—22 Spermatocyten zweiter Ordnung, Figuren 23 und 27 Spermatiden darstellen.

Litteratur-Verzeichnis.

(Hier werden nur diejenigen Arbeiten angeführt, welche sich unmittelbar auf die Geschlechtsdrüse der Schnecke beziehen.)

---

1. G. Platner, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen. II. Samenbildung und Zellteilung bei Paludina vivipara und Helix pomatia. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXXIII. 1889.
2. A. Prenant, Observations cytologiques sur les éléments sem. d. Gastropodes pulm. La Cellule. T. IV. 1887.
3. K. W. Zimmermann, Über Kernteilungsmodus bei der Spermatogenese von Helix pomatia. Verhandl. d. anat. Ges. 1891.
4. A. Bolles Lee, La regression du fuseau caryocinetique. Le corps problem de Platner et de ligament intercellulaire etc. La Cellule. T. XI. 1895.
5. Derselbe, Sur le Nebenkern et sur la formation du fuseau dans le spermatocytes des Helix. Ebenda. T. XI. 1895.
6. Derselbe, Les cynèses spermatogenetiques chez l'Helix pomatia. Ebenda. T. XIII. 1897.
7. J. A. Murray, Contributions the a knowledge of the Nebenkern in the Spermatogenesis of Pulmonata-Helix and Arion. Zoologische Jahrbücher, Bd. XI. 1898.
8. E. Godlewski jun., Wielokrontna karyokineza w gruczole obojnaczym slimaka Helix pomatia. Rozprawy akadem. umiejętnosci. Wydzial matem.-przyrodnic. Ser. II. T. XIII. 1898. Krakow.
9. O. vom Rath, Fehlen den Sexualzellen der Zwitterdrüse von Helix pomatia die Centralkörper. Zoolog. Anz. Bd. XXI. 1898.
10. F. Meves, Zellteilung. Ergebnisse f. Anatomie u. Entwickelungsgesch. Bd. VIII. 1899.
11. A. Bolles Lee, Les „Sphères attractives et le Nebenkern des Pulmones". La Cellule. T. XVI. 1899.
12. P. Ancel, Sur le Nebenkern des spermatocytes d'Helix pomatia. Bibliogr. anat. T. XI. Fasc. 3. 1902.
13. O. vom Rath, Zur Kenntnis der Spermatogenese der Gryllotalpa vulgaris. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XL. 1892.

14. P. Ancel, Sur la réduction numérique des chromosomes dans la spermatogenèse d'Helix pomatia. Bibliogr. anat. T. XI. Fasc. 2. 1902.
15. S. Prowazek, Spermatologische Studien. I. Spermatogenese der Weinbergschnecke. Arbeit. aus den zoologisch. Institut. der Universität Wien. Bd. XIII. 1900.
16. A. Bolles Lee, Nouvelles recherches sur le Nebenkern et la regression du fuseau caryocinétique. La Cellule, T. XX. 1902.
17. E. Godlewski jun., O przeistaczaniu spermatyd w plemniki w gruczole obojnaczym Helix pomatia. Rozprawy akadem. umiejętnosci. Wydzial matemat.-przyrodniczy. Ser. II. T. XIV. 1899. Krakow.
18. K. Korff, Zur Histogenese der Spermien von Helix pomatia. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. LIV. 1899.

Aus dem anatomischen institut in Lund.

UNTERSUCHUNGEN UND STUDIEN

ÜBER DIE

INNERVATION DES PERITONEUM

DER

VORDEREN BAUCHWAND.

VON

M. RAMSTRÖM,
LUND.

Mit 7 Doppeltafeln 32/45 und 3 Figuren im Text.

Die Sensibilität in der Bauchhöhle, diese aktuelle Frage, hat seit langem den Gegenstand des lebhaften Interesses der Physiologen und Ärzte gebildet, ist aber trotzdem bis auf unsere Tage in Dunkel gehüllt geblieben. Eine Menge Tierexperimente sind vorgenommen, eine Menge Beobachtungen an Menschen sind gemacht worden, doch die Ergebnisse der Forschung sind stets voll von Widersprüchen gewesen.

So behandelt z. B. bereits Albrecht von Haller, „der Vater der Nervenphysiologie" diese Frage in seinen „Elementa physiologiae corporis humani", Lausanne und Bern 1757—1766. Haller war der Ansicht, dass das Peritoneum nur wenig oder gar kein Gefühl besässe, und mit dieser seiner Auffassung stand er nicht allein, entbehrte jedoch auch der Widersacher nicht, wie er selbst hervorhebt. (Vergl. Elementa physiologiae, Bern 1764, Tom. VI, p. 340 f.) Noch heutigestags stehen sich die Ansichten über die Sensibilität des Peritoneum schroff einander gegenüber. Einige Forscher behaupten noch wie Haller, dass das Peritoneum gar kein oder doch nur wenig Gefühl besässe. So z. B. spricht sich Byron Robinson (Chicago) dahin aus, dass es Zweifeln unterliege, ob die Peritonealserosa unter normalen Verhältnissen Gefühl habe. (Vergl. B. Robinson: The Peritoneum, Part. I, Histology and Physiology, 2. edition, Chi-

cago 1899, p. 281: „It is doubtful whether the peritoneum is sensitive in the normal animal, at least we can rub the peritoneum and the animal will lie quiet".) In noch deutlicheren Worten drückt sich Oscar Bloch (Kopenhagen 1899) aus, wenn er über „die Sensibilität der verschiedenen Gewebe" handelt: „Sowohl Peritoneum parietale wie viscerale ist unempfindlich; ich habe das so oft konstatiert, dass ich sicher bin, dass dem so ist. Man kann das Peritoneum parietale durchschneiden, man kann gesunde Därme drücken, kneifen und schneiden mit Messer oder Schere, ohne dass der Patient Schmerzen dabei empfindet, ja bisweilen merkt er nicht einmal die Berührung" [1]). Einen Teil des Peritoneum parietale schliesst er jedoch aus, nämlich die „Umgebung des Uterus", wo das Peritoneum ihm mehr sensibel erscheint [2]).

Andererseits schreiben einige Forscher dem Peritoneum grosse Sensibilität zu. So nimmt z. B. Schleich an, dass „das Peritoneum parietale sehr empfindlich sei", und dass die peritonealbekleideten Organe (wenigstens der Uterus, die Tuben, die Ovarien, die Gallenblase, der Magen und die Flexura sigmoidea, die aufgezählt werden) ebenfalls Gefühl besitzen [3]).

Hinzugefügt muss werden, dass die Frage sich noch komplizierter gestaltet hat durch die Sensibilitätsstörungen, die eventuelle pathologische Veränderungen im Peritoneum nach den Beobachtungen einiger Gelehrter verursachen sollen, während andere sie in Abrede stellen. So sagt z. B. Bloch, der zuvor hervorgehoben hat, dass „sowohl Peritoneum parietale

1) Vergl. Nord. med. Ark. 1899. Nr. 33. S. 33.

2) Vergl. ebenda S. 35: „Ich muss jedoch hinzufügen, dass es eine Stelle des Peritoneum parietale giebt, die mir in höherem Grade sensibel zu sein scheint, nämlich die Gegend um den Uterus herum."

3) Schleich: Schmerzlose Operationen, III. Aufl. S. 233—238, zitiert nach K. G. Lennander: Iakttagelser öfver känseln i bukhålan (Beobachtungen über das Gefühl in der Bauchhöhle), Hygiea 1901.

wie viscerale unempfindlich sei", dass „das kranke Peritoneum dagegen besonders bei akuten Entzündungen sehr empfindlich sei"[1]). Robinson[2]), Körte[3]) u. a. huldigen derselben Ansicht. Vergl. auch über diese Art von Hyperästhesie: Richet, Dictionnaire de Physiologie, Tome V, p. 186 f. Dagegen führen andere, wie z. B. Harvey Cushing (Baltimore) Fälle an, die zeigen, wie Peritonealpartien, die in gesundem Zustande unempfindlich, es auch im entzündeten sind[4]).

Dass eine ganze Reihe von Ursachen für diese sich widerstreitenden Ansichten in Betracht kommen, liegt klar auf der Hand. Bei einem Teil der Fälle ist der Grund sicherlich in der Art und Weise, wie die Versuche vorgenommen worden sind, zu finden, dass etwa, wie aus dem unten angeführten Zitat hervorgeht, dabei die Nerven der zu untersuchenden Peritonealgegenden beschädigt wurden[5]), bei dem anderen Teil hingegen hat man allzu generelle Schlüsse aus Resultaten gezogen, die aus einer gar zu geringen Anzahl von Versuchen gewonnen waren.

Einen für die Klärung dieser komplizierten Frage bedeutungsvollen Anfang scheinen mir nun die Ergebnisse darzustellen, zu denen K. G. Lennander (Uppsala) in seinen Untersuchungen

1) Vergl. Nord. med. Ark. 1899. Nr. 33. S. 35.

2) B. Robinson: The Peritoneum, pag. 281: (The peritoneum) „...yet inflamed, no pain is more agonizing."

3) Vergl. Bergmanns u. s. w. Handbuch der praktischen Chirurgie, nach dem Zitate von K. G. Lennander.

4) H. Cushing: Exploratory laparotomy under local anaesthesia. Philadelphia Med. Journal. March 3. 1900. (Nach Zitat von K. G. Lennander: Iakttagelser öfver känseln i bukhålan, Hygiea 1901.)

5) Vergl. A. v Haller: De partibus corporis humani sensibilibus et irritabilibus in Commentarii societatis regiae scientiarum Gottingensis. Tom. II. Göttingen 1753. S. 117, wo er sein Experiment folgendermassen beschreibt: „Vivis animalibus varii generis, variae aetatis, nudavi eam partem, de qua quaerebatur . . .", dann reizte er die entblössten Teile mit allerlei mechanischen und chemischen Reizmitteln und beobachtete wie die Versuchstiere reagierten.

gelangt ist[1]). Diese erweisen nämlich, dass ein ausgeprägter Unterschied besteht zwischen Peritoneum parietale und viscerale in Hinsicht ihrer Sensibilität. Während das erstere „sehr empfindlich ist für alle operativen Eingriffe", ist das letztere (wenigstens insofern es den Magen, den Darmkanal, die Mesenterien, das grosse Omentum, den vorderen Teil der Leber, die Gallenblase, die Harnblase, den Uterus, die Tuben, die Ovarien bekleidet) „für alle operativen Eingriffe vollkommen unempfindlich, die weder als Schmerz noch als Berührung empfunden werden"[2]). Weiterhin hat er durch wiederholte genaue Beobachtungen festgestellt, dass Peritonealpartien, die in gesundem Zustande des Gefühls ermangeln, dieses gleichfalls im entzündeten vermissen lassen[3]).

Sollten diese Untersuchungsergebnisse bei fortgesetzter Forschung die Probe bestehen und sich als untrüglich richtig erweisen, so werden sie selbstverständlich eine grosse Bedeutung für die Bauchchirurgie erlangen, ganz besonders bei Vornahme der Laparotomie unter lokaler oder regionärer Anästhesie. Um jedoch mit einiger Sicherheit diese Anästhesierungen ausführen zu können, scheint mir vor allem eine genaue Kenntnis der Verteilung und des Verlaufs der Nerven in dem empfindlichen Peritoneum parietale von nöten zu sein. Doch hierüber liefert uns die anatomische Litteratur keine genügenden Aufschlüsse

1) K. G. Lennander: Om känseln inom Peritonealhålan. Uppsala Lkf. Fh., Ny Följd. Bd. 6. 1901. H. 5 u. 6.

Derselbe: Iakttagelser öfver känseln i bukhålan. Hygiea 1901.

Derselbe: Beobachtungen über die Sensibilität in der Bauchhöhle. Mitteil. aus d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. Bd. 10. 1902. H. 1 u. 2.

Derselbe: Forts. studier öfver känseln i organ och väfnader. Upps. Lkf. Fh. Ny Följd. Bd. 9. 1903. H. 3.

2) K. G. Lennander: Beobachtungen über die Sensibilität in der Bauchhöhle. Mitteil. aus d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. Bd. 10. 1902. S. 38.

Derselbe: Forts. studier öfver känseln i organ och väfnader. Upps. Lkf. Fh. Ny Följd. Bd. 9. 1903. H. 1.

3) K. G. Lennander: Upps. Lkf. Fh. 1900—1901. S. 416 u. ebenda 1903—1904. S. 54.

und dieser Umstand ist die Ursache, der die hiermit vorgelegten Untersuchungen ihren Ursprung verdanken. Bevor ich zur Darlegung meiner Forschungsresultate schreite, will ich zunächst kurz darüber berichten, inwieweit die Innervation des Peritoneum parietale bis jetzt Berücksichtigung in der anatomischen Litteratur gefunden hat.

Historischer Überblick.

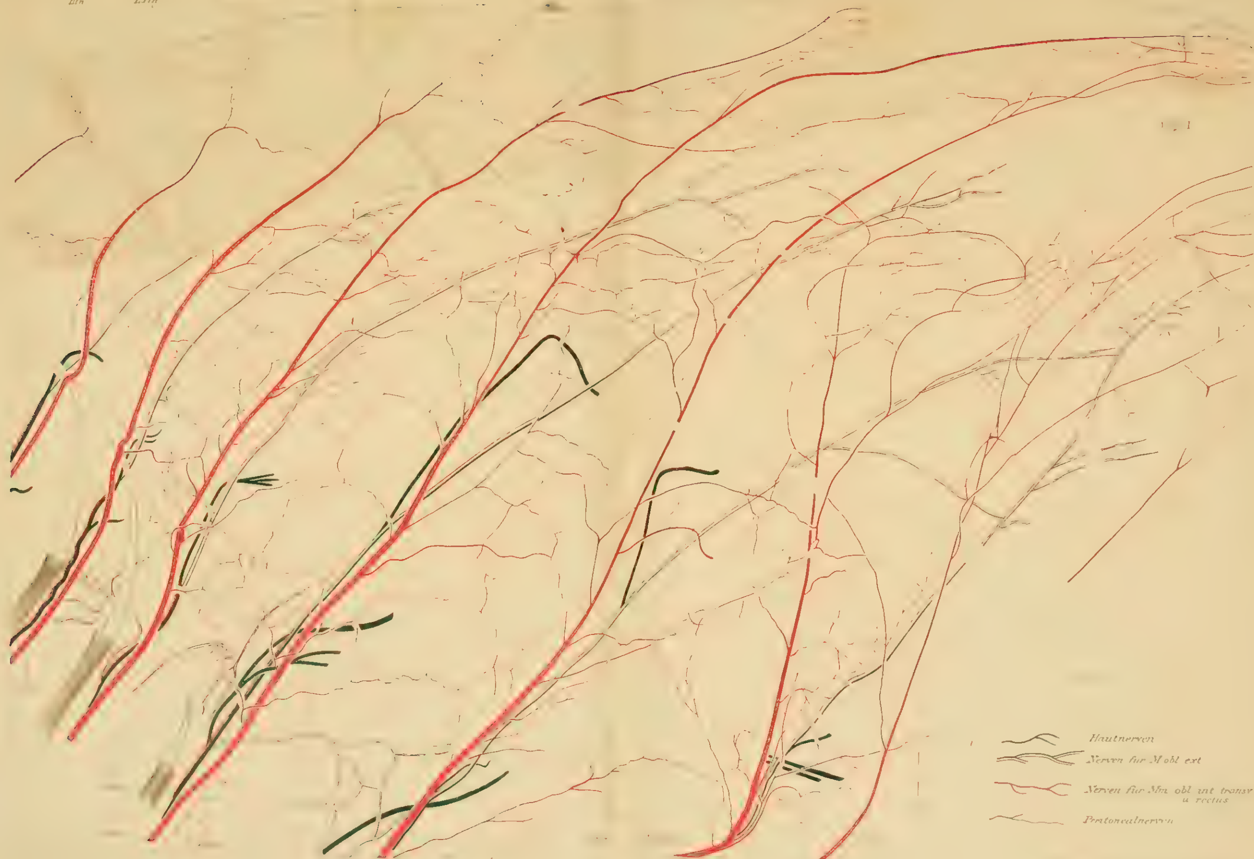
An verschiedenen Stellen wird angegeben, dass Haller die Nerven im Peritoneum beschrieben habe. So sagt z. B. Byron Robinson (Chicago): „Haller described the nerves of the Peritoneum, and Malpighi confirmed his labors“ (siehe B. Robinson: The Peritoneum, 2. ed. 1899, p. 255). Haller selbst scheint doch nicht derselben Ansicht gewesen zu sein. Er sagt nämlich in seinem „Elementa physiologiae“, dass das Peritoneum wenig oder kein Gefühl habe, denn die Nerven, die in das Peritoneum eingehen, scheinen den Bauchmuskeln anzugehören, — — das Peritoneum selbst aber hat keine Nerven.“ Er schreibt: Peritonaeum sensu parco est, nullove; nervi enim qui peritonaeo incumbunt, ad musculos abdominis videntur pertinere. Adfirmat quidem sentire Cl. van den Bos. Sed cum externa facies ventriculi et intestinorum, vel ipso fatente, non doleat, sibi ipsi respondet Vir Cl. nam ea facies peritonaeum est. Sed ipsi Radniczkyo de sensu peritonaei non satis liquebat, cui de tendinum sensu abunde liquebat. Et fatetur Lorrys, non sentire. Sed neque irritabile est, etiam adversariis fatentibus, neque fibras habet.“ (Siehe Haller: Elementa physiologiae, Tomus VI, Bern 1764, p. 340–41). — Noch 1818 versichert Bajard in Paris, dass

man „im Peritoneum keine Nerven verfolgen könne“ (nach Robinsons Angabe, vergl. l. c.)

1845 aber lieferte Bourgery in L'Académie des sciences zu Paris einen Bericht über die serösen Membranen und besonders über die Innervation des Peritoneum. Er hob darin hervor, dass die serösen Membranen, in denen man niemals Nerven gekannt hatte, und von denen die vornehmsten Anatomen angenommen hatten, dass sie vollständig nervenlos seien, gerade das Gewebe darstellen, das am nervenreichsten ist[1]). Die Nerven sind von zweierlei Art: „ganglionnaires“ und „cérébro-spineaux“. Welche von beiden Arten nun eine bestimmte Region einer serösen Membran versieht, das hängt von der Art von Nerven ab, welche die Wand versieht, die die Membran bekleidet. So wird die seröse Bekleidung der muskulösen Wandungen des Rumpfes von Spinalnerven versehen, die an der Wirbelsäule (la paroi rachidienne) von „extra-visceralen Plexus“, während dass sich „dans les espaces intermédiaires communs, où existent les deux espèces de nerfs et par exemple dans les gouttières dorsales et lombaires, les médiastins, le diaphragme, la paroi abdominale antérieure et le contour du bassin“, beide Nervenarten ausbreiten (l. c. Seite 567). Bourgery studierte die Nerven der serösen Membranen bei 3—10 facher Lupenvergrösserung in Präparaten, die er mit einer Salpetersäurelösung von 1 : 100 bis 1 : 200 mazeriert hatte.

1863 erwähnte Luschka: „Nerven, die für das Gewebe des Bauchfells bestimmt und in demselben in nicht geringer Anzahl vorhanden sind“ (Anat. des Menschen II. Bd. S. 147 und folg.) Diese Peritonealnerven stammten „teils aus dem Phrenicus, teils aus den Rami intercostales abdominales, teils aus dem vierten Sakralnerven, sowie vom — — — Sympathicus“. Was die Phrenicusfasern des parietalen Peritoneum

[1]) Vergl. Comptes rendues de L'Acad. d. Sc. XXI. pag. 566.


Rtn
Extn
Hautnerven
Nerven für M. obl. ext.
Nerven für Mm. obl. int. transv. u. rectus
Peritonealnerven

betrifft, so leitete er sie aus feinen Diaphragmazweigchen her, die teils durch das Lig. suspensor. hepatis, teils an jener dreiseitigen Spalte, welche von den Partes sternalis und costalis diaphragmatis begrenzt wird, in das Peritoneum der vorderen Bauchwand in der Richtung gegen den Nabel eintreten sollten (I, 2, S. 221). Wie die Peritonealnerven der Nn. intercost. sich verhalten, sagt er nicht. In der Schilderung der Interkostalnerven beschreibt er nur die Haut- und Muskeläste und auch diejenigen der „Rippenursprungszacken des Diaphragma"); er erwähnt sogar nicht einmal, dass die Interkostalnerven etwa Zweige für das Peritoneum abgeben (I, 2, S. 229.) Ebensowenig schreibt er den Lumbalnerven und den Sakralnerven, als er diese schildert, etwaige Peritonealzweige zu (II, 1, S. 135, 136, 137). Demgemäss berücksichtigt er nur die mehrerwähnten Phrenicuszweigchen, wenn er die Ursachen einiger Peritonitissymptome erklären will, und sagt: „Diese Phrenicusfädchen machen es verständlich, warum bei Entzündungen des Peritoneum der vorderen Bauchwand die Schmerzhaftigkeit in der Gegend des Nabels am grössten ist, weil eben gerade hier die Ramifikation — — — (dieser Phrenicuszweigchen) — — — hauptsächlich stattfindet." „Endlich wird es kaum zu bezweifeln sein, dass, wenn die dem Peritoneum diaphragmaticum in grösserer Anzahl zukommenden sensitiven Phrenicuszweige durch die Bauchfellentzündung gereizt werden, das Diaphragma durch Reflex auf seine Muskelzweige zu heftigen Kontraktionen veranlasst wird, womit das bei derartigen Entzündungen nicht selten anfallsweise auftretende heftige Erbrechen zusammenhängt" (siehe I, 2, S. 221). Dagegen werden die Interkostal- und Lumbalnerven hier nicht berücksichtigt.

1866 soll Reichert nichts destoweniger aufs neue mit der Behauptung aufgetreten sein, dass das Peritoneum keine Nerven besässe, die ihm im eigentlichen Sinne angehörten. (Nach B. Robinsons Angabe l. c.)

1868 gab indessen E. Cyon eine Beschreibung markloser Nervenplexus im Peritoneum doch nur soweit es die Cisterna lymphatica magna betraf; diese stammten aus markhaltigen Nerven und sandten Fasern aus, die in äusserst feinen Enden ihren Abschluss fanden. Untersuchungsmaterial: Amphibien; Untersuchungsmethode: Mit Essigsäure angesäuerte Goldchloridlösung (Testut, Traité d'Anatomie (1894) III, p. 1191 und Robinson: Peritoneum (1899) p. 273).

Fernerhin gab L. Jullien 1872 in Lyon médical eine Darstellung über die Endungsart der Peritonealnerven im Omentum majus und auf der vorderen Ventrikeloberfläche beim Menschen: Stämme von Remakschen Fasern folgten den Gefässen und entsandten zahlreiche feine Äste, die hier und da kleine Anschwellungen (Kerne) aufwiesen, von welchen die letzte ovoid- oder birnenförmige, eine oder mehrere sehr feine Fasern aussandte, die der Reihe nach in einer kleinen Anschwellung endigte. Untersuchungsmethode: Färbung durch Essigsäure-Goldchloridlösung (Testut, Traité d'Anatomie (1894), III, p. 1191, Robinson (1898) l. c., Poirier, Traité d'Anat. (1900) IV, 3, p. 1087).

Im Jahre 1873 lieferte Finkam (Göttingen) eine Beschreibung der Nervenendigungen im Peritoneum des grossen Netzes beim Menschen. Er deutete jedoch an, dass Julliens „Nervenendorgane" nur eine Verwechselung embryonaler im Netz Erwachsener hier und da erhalten bleibender stern- und spindelförmiger Bindegewebszellen" wären. Essigsäure-, Gold-, Silber-Methoden. (Siehe Krause, Handb. der Anat. I, S. 298 und Robinson op. cit. S. 273.)

Doch einer Art von Nervenendorganen, die gleichfalls im Peritoneum viscerale befindlich waren, hatte man schon damals seine Aufmerksamkeit zugewandt, es waren die Vater-Pacinischen Körperchen. Diese waren nämlich schon von Pacini (1836) an der Vorderfläche des Pankreas bei Katze, von Lacauchie (1843) und darauf von W. Krause (1860) und Robin wie auch anderen im Mesenterium der Katze, und schliesslich von Hassall (1846—1849) und Herbst (1850) am Mesocolon des Kaninchens nachgewiesen worden. (Siehe Krause, Handb. der Anat. I, (1876), S. 298 und Poirier (1900) IV, 3, S. 1087.)

Schliesslich sind in der letzten Zeit folgende Arbeiten über diese Fragen erschienen: Im Jahre 1897 veröffentlichte Byron Robinson (Chicago) seine grosse Arbeit über das Peritoneum, dessen Histologie und Physiologie (II. Aufl. 1899). Was die Innervation des Peritoneum betrifft, so beschreibt er in dem Bauchfell (S. 255 ff.) sowohl markhaltige wie marklose Nervenfasern, hebt ihr häufiges Vorkommen, ihre unregelmässige Verteilung („peculiarly irregular distribution", p. 270) und ihre Netzbildung („by contact and not by real anastomosis", p. 271) hervor, schildert ihr Ende an den Gefässen, in den Corpuscula Vater-Pacini, in ein- oder vielzelligen „roundish bulbs" von verschiedener

Art (S. 273 ff.), sowie ausserdem auch in „connective tissue corpuscles" (S. 274 ff.), „in protoplasmatic cells surrounding stomata vera in the amphibian lymphsac" (S. 274) und „in some obscure method in the connective tissue not demonstrable by present known methods and reagents" (S. 274 ff.). Robinson führte seine Untersuchungen an Oment, Mesenterium und Peritonealligament, sowie ebenfalls am Centrum tendineum, an der Cisterna lymphatica und der Gallenblase aus. Untersuchungsmaterial: Kaninchen, Katze, Frosch. Methode: Vor allem Essigsäure-Goldchlorid nach Cyon.

Im Jahre 1902 hat Dogiel (Petersburg) dann eine sehr detaillierte Beschreibung über die Nervenendigungen im parietalen Bauchfellblatte gegeben. Die Nerven gehen im Stratum subserosum aus einem „weitmaschigen Geflechte" hervor, das aus marklosen und markhaltigen Fasern gebildet ist. Die marklosen Fasern laufen nach den Blutgefässen zu. Die markhaltigen endigen a) in „eingekapselten Endkörperchen" oder b) in „nicht eingekapselten Endverzweigungen". In den a) eingekapselten Endkörperchen, die dem Typus kleiner Vater-Pacinischen Körperchen zuzurechnen sind, endigen zweierlei Arten von Fasern; teils dicke markhaltige, die im Hohlraum des Körperchens in zahlreiche Äste zerfallen, die miteinander anastomosieren und ein vollkommenes Netz bilden; teils dünne markhaltige Fasern, die sich an der Peripherie des Hohlraums im Körperchen verzweigen und daselbst ein dichtes Netzwerk bilden, das aus dünnen varikösen Fäden besteht. Ausserdem wird an der Peripherie jedes Endkörperchens aus marklosen Fasern ein Geflecht gebildet, welches das das Körperchen umspinnende Kapillarnetz umflicht. Die b) uneingekapselten nervösen Endapparate sind marklose Endnetze, von denen einige entweder „vieleckige blattförmige Verbreiterungen" stellenweise zeigen oder aber mit „spindelförmigen oder unregelmässig gestalteten Anschwellungen besetzt sind. Untersuchungsmaterial, „das in mehrere Teile zerteilte" parietale Bauchfellblatt von Kinderleichen, Affen, Hunden, Kaninchen und Meerschweinchen. Untersuchungs-

methode: Ehrlichs von Dogiel modifizierte vitale Methylenblaufärbung.

Gleichzeitig (1902) publizierte Timofejew seine Untersuchungen über die Endigungsweise der Nerven in dem Peritoneum der Bauchwand: Die Hauptresultate seiner Forschungen fasst er folgendermassen zusammen.

„In dem die vordere und laterale Bauchwand bekleidenden Peritoneum parietale finden sich

a) zahlreiche freie Nervenendigungen in der Subserosa, in Gestalt von Endbüschen;

b) ausserdem werden ebendaselbst, wenngleich in geringerer Anzahl, noch andere, eigentümliche freie Endigungen angetroffen, die wir als „gezähnelte Endplättchen“ bezeichnen können;

c) schliesslich sind, hauptsächlich der tieferen Schicht der Subserosa angehörende, inkapsulierte Apparate — cylindrische Endkolben — zu vermerken;

d) in der serösen Schicht des Bauchfells liegt ein aus den gemischten Geflechten der tieferen Peritonealschichten hervorgehender Plexus markloser Nervenfasern, welcher hierselbst frei auslaufende verzweigte feine marklose Fäden entsendet.“

Untersuchungsmaterial: das „in kleine Stücke zerschnittene“ parietale Bauchfell von „hauptsächlich Meerschweinchen und Kaninchen.“

Untersuchungsmethode: vor allem Ehrlichs Methylenblaufärbung.

(Siehe Arch. f. Anat. Bd. 59, S. 629 und folg.)

Aus dieser historischen Übersicht geht hervor, dass, seitdem Luschka seine Ansicht über den Ursprung und Verlauf der Peritonealnerven dargelegt hat, die Forscher auf diesem Gebiete ihre Aufmerksamkeit vornehmlich auf die Endigungsart der Nerven im Peritoneum richten und zwar meistenteils hierbei das Peritoneum viscerale, in letzter Zeit jedoch auch

mehr das P. parietale berücksichtigen. Was aber die Topographie und die übrigen damit im Zusammenhang stehenden Verhältnisse der Peritonealnerven betrifft, so hat man sich ausschliesslich an Luschkas Beschreibung halten müssen, die aus diesem Grunde immer und immer in den anatomischen Hand- und Lehrbüchern wiederkehrt. Daher wird die Peritonealinnervation immer noch von dem N. phrenicus hergeleitet, so z. B. bei Henle, 1871, Hollstein, 1873, Turner, 1877, Henle, 1880, Beaunis und Bouchard, 1880, Schwalbe, 1881, Quain, 1895, Poirier, 1899, Merkel-Henle, 1901, Rauber, 1903 u. a. Ebenso wie Luschka geben sie bei Beschreibung der an die Peritonealhöhle grenzenden Nerven keine Aufschlüsse über irgendwelche von diesen ausgehenden Fasern, die das Peritoneum parietale versehen. Wenigstens sind mir keine solchen aufgestossen, obwohl ich eine beträchtliche Anzahl von Lehr- und Handbüchern danach durchforscht habe, so z. B.: Henle, 1871, Aeby, 1871, Mayer, 1873, Hollstein, 1873, Turner, 1877, C. und W. Krause, 1879, Beaunis und Bouchard, 1880, Schwalbe, 1881, Testut, 1891, Eisler, 1893, Thane (Quain), 1895, Schäfer (Quain), 1896, Soulié (Poirier), 1899, Cunningham, 1901, Morris, 1902, Heath (Lane), 1902, Gegenbauer, 1903, Rauber, 1903, O. Schultze, 1903, Spalteholz, 1903, Broesike, 1904 und andere. Ebensowenig konnte ich in irgend einem anatomischen Atlas irgendwelche Aufschlüsse über die Peritonealinnervation entdecken. Folgende z. B. habe ich daraufhin durchgesehen: Hirschfeld und Leveillé, 1853, Rüdinger, 1867, Henle, 1874 und 1880, Henke, 1889, Toldt, 1889, Merkel-Henle, 1901, Zuckerkandl, 1901, Oskar Schultze, 1903, Spalteholz, 1903, v. Bardeleben und Haeckel, 1904. Einen Atlas habe ich jedoch gefunden, der die Peritonealinnervation in der vorderen Bauchwand zu veranschaulichen sucht, nämlich den von Hasse. In der ersten Auflage seines „Handatlas der sensiblen und mo-

torischen Gebiete" (1895) zeigt Hasse nämlich „die sensiblen Territorien des Nervus phrenicus" auf der Peritonealoberfläche des Diaphragma, diejenigen der Nn. intercostales auf dem grösseren Teil des Peritoneum der vorderen und seitlichen Bauchwand, diejenigen der Nn. ilio-hypogastricus und ilio-inguinalis auf zwei bandförmigen Peritonealfeldern unmittelbar über dem Lig. inguinale (Pouparti). Aus irgend einem Grunde sind doch in der zweiten Auflage (1900) nicht nur der Nn. ilio-hypogastric. und ilio-inguinal., sondern auch der Nn. intercostales peritoneale Territorien gänzlich entfernt und durch Nn. phrenici ersetzt worden. Vielleicht beruht dies auf einem Versehen.

Soviel steht jedenfalls fest, alles was bis jetzt besonders über die Topographie der Innervation des Peritoneum gesagt worden ist, ist sehr lückenhaft und entbehrt vor allem des exakten Untergrundes, der zur Bildung einer klaren Vorstellung über die Verhältnisse und ganz besonders auch in praktisch-chirurgischer Beziehung für Bestimmung der zweckmässigsten Art eines operativen Eingriffes absolut notwendig ist.

Untersuchungsmethoden.

Die Methoden, die ich für diese Untersuchungen am meisten benutzt habe, sind:

I. Präparation unter Wasser.

II. Mazeration mit nachfolgender Aufhellung.

III. Mazeration und Färbung in Hämatoxylin nach der Methode von Sihler + Präparation.

IV. Essigsäure-Osmium-Behandlung.

V. Vitale Methylenblau-Färbung.

Färbungen in Toluidinblau, Goldchlorid (nach Cyon), Goldchlorid und Osmium (nach Mays), die für meine Zwecke nicht

so günstige Resultate wie die vorigen Methoden geliefert haben, werden nicht berücksichtigt.

I. Präparation unter Wasser.

Vor diesen Präparationen habe ich das Material einer sorgfältigen Vorbehandlung unterworfen, um das die Nerven umgebende Gewebe in erforderlichem Masse aufgelockert zu erhalten. Zuerst benutzte ich zu diesem Zwecke verdünnte Säurelösungen, gesäuerte Spirituslösungen u. a.; habe indessen zuletzt günstigere Resultate durch diejenige Mazerationsflüssigkeit erlangt, womit Sihler seine Muskelpräparate für die Färbung der Nervenendigungen vorbehandelte. Diese Mazerationsflüssigkeit ist aus Acid. acet. 1, Glyzerin 1, Chloralhydratlösung (1 % wässerig) 6 Vol.-Teile zusammengesetzt (siehe J. Gad: Über eine leichte und sichere Methode, die Nervenendigungen an Muskelfasern und Gefässen nachzuweisen (nach Chr. Sihler) A. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt. Jahrg. 1895, S. 31 u. folg.). Die Dauer der Vorbehandlung ist je nach der Natur der Präparate sehr verschieden lang gewesen und wird nachher für jedes Präparat genauer angegeben werden. — Durch diese Vorbehandlung ist die Muskulatur geschwollen und bröckliger geworden, das Bindegewebe gelockert, und dadurch das Freilegen der Nerven erleichtert worden.

Schon während dieser Vorbehandlung ist das Präparat gewöhnlich an einen Glasrahmen angenäht gewesen, wodurch ein mehr schonendes Hantieren, eine leichtere und sichere Orientierung ermöglicht worden ist.

Während des Präparierens ist die Mazerationsflüssigkeit durch Wasser ersetzt und die Präparate sind in eine Art hierzu gut geeigneter Präparier-Wanne befestigt gewesen, die ich auf folgende Weise gemacht habe: In viereckige Zink- oder Glaswannen habe ich ebene Scheiben von gutem trockenem

Kork ziemlich räumlich eingepasst und sodann diese Scheiben im Thermostat in Paraffin „eingebettet", so dass das Paraffin sie in den Wannen festgehalten und mit einer ganz dünnen Schicht bedeckt hat. — Dadurch habe ich eine ebene glatte Oberfläche erzielt, worauf das Präparat leicht und sicher und in beliebiger Lage befestigt werden konnte; und wenn auch das Präparieren mehrere Wochen gedauert hat, so ist es doch durch diese Anordnung möglich gewesen, das Präparat trotz aller Manipulationen in gleicher Spannung und gleicher Lage beizubehalten und so exakte Zeichnungen während des Fortschreitens der Arbeit herzustellen.

Für kleinere Präparate habe ich ganz dünne Glasschalen verwendet, deren Form und Wandhöhe so abgepasst waren, dass die Schalen an dem Zeisschen Präpariermikroskop von Mayer auch bei gesenktem Lupenhalter benutzt werden können. Um das Präparat in solch einer Schale festzuhalten, habe ich es an einen Glasrahmen angenäht und diesen auf zweckmässige Weise in der Schale befestigt. — Durch diese Anordnung ist es mir möglich gewesen, auch, wenn nötig, Beleuchtung mit durchfallendem Lichte zu benutzen.

Als Präparierinstrumente habe ich meistenteils nur spitze Präpariernadeln oder spitze Pinzetten, bisweilen auch eine zweischneidige Präpariernadel und einen schmalen Spatel gebraucht.

Um eine genügend intensive Beleuchtung zu erlangen, habe ich direktes Sonnenlicht benutzt oder, wenn dies nicht zugänglich, „Auer"-Licht, das ich durch eine grosse Linse oder zweckmässiger durch einen mit Wasser gefüllten Glaskolben auf das Objekt konzentriert habe.

Als Präparierlupen habe ich eine Brückesche (3-fach. Vergröss.), vor allem jedoch die Zeisschen aplanatischen Lupen Nr. 9 und 10 (6- bis 10-fach. Vergr.) angewandt, die ich in bequemer Weise an das Präparierstativ von Mayer habe anbringen

können. Nur in einzelnen Fällen habe ich das binokuläre Stativ nach Greenough oder das grosse Präparier-Gestell nach Braus-Drüner gebraucht.

II. Die Mazeration mit nachfolgender Aufhellung ist folgendermassen ausgeführt worden:

Wenn Tiere das Material bildeten, entfernte ich sogleich nach dem Tode der Tiere die Haut und präparierte die Bauchwand nebst dem angrenzenden Teile der Brustwand los und nähte das Ganze schliesslich an einen Glasrahmen, wobei die Peritonealoberfläche stets behutsam geschützt wurde. Wenn Menschenföten das Material bildeten, habe ich sie in ganz derselben Weise präpariert, sobald ich sie erhalten hatte. Dies konnte jedoch aus verschiedenen Ursachen erst einige Zeit, meistens erst einige Tage nach dem Tode des Fötus geschehen. In dieser Weise eingerahmt wurde das Präparat in eine reichliche Menge (die ca. das zehnfache des Volumens des Präparates betrug) der Sihlerschen Mazerationsflüssigkeit[1]) gelegt. Hierin musste das Präparat einige Tage bezw. mehrere Wochen je nach seiner Dicke liegen bleiben. Wenn es gut aufgequollen und durchsichtig erschien, wurde es dann in eine reichliche Menge Glyzerin übertragen, worin es Wochen oder Monate, ja in einigen Fällen über ein Jahr verbleiben musste, bis es hinreichend aufgehellt war. Für die mikroskopische Beobachtung und Bearbeitung wurde es auf eine Glasscheibe gelegt und mit einem Deckglase bedeckt. — Die Präparate waren nun im günstigsten Falle so klar und durchsichtig geworden, dass alle mitgenommenen Schichten der Bauchwand, die eine nach der anderen, im Mikroskop untersucht und durchmustert werden konnten. Die Nerven waren am wenigsten durchsichtig geworden (vom Fette abgesehen) und zeichneten sich deshalb bei durchfallendem Lichte dunkel gegen die umgebenden Gewebe

[1]) Über die Zusammensetzung vergl. unter Methode III.

ab, bei darauffallendem Lichte aber gewahrte man sie als glänzende Fäden, worin sich die besonderen Nervenfasern mit ihren Kernen einzeln unterscheiden liessen.

III. Mazeration und Färbung in Hämatoxylin nach Sihlers Methode + Präparation.

Chr. Sihlers (Cleveland) Färbungsmethode hat eigentlich den Zweck, in fein zerteilten Muskeln ein Studium der Nervenverzweigungen zu ermöglichen, die sich an Muskelfasern und Gefässe hinziehen [1]). Ich habe sie aber doch zur Anwendung gebracht um in der zusammenhängenden Bauchwand den Verlauf der Nerven durch die Bauchmuskulatur und ihren Eintritt in das Peritoneum zu studieren. Vor allem während einer Periode meiner Untersuchungen habe ich grossen Nutzen von ihr gehabt, zumal, wenn die Bauchmuskulatur nicht zu dick war. Die Methode besteht aus zwei Prozeduren, aus Mazeration und Färbung. Die Mazeration wird vorgenommen mit Hilfe einer Mazerationsflüssigkeit, die folgende Zusammensetzung zeigt: 1 Teil gewöhnlicher Essigsäure + 1 Teil Glyzerin + 6 Teile Chloralhydratlösung von der Stärke 1 : 100 Aqu. dest. Wenn das Präparat in dieser Lösung hinreichend gelockert worden ist, was für Rattenmuskeln etwa 24 Stunden in Anspruch nimmt, so wird es in Glyzerin übertragen, wo es 1—2 Stunden liegen muss, bis es

[1]) Vergl. Chr. Sihler: A description of a simple and reliable method to trace the nerves in the muscle. Cleveland. Med. Ges. Vol. 10. Nr. 6 oder Verhandlung. der Physiolog. Ges. zu Berlin. 28. VII. 1894. Jahrg. 1894—95. Nr. 1—5. S. 7.

J. Gad: Über eine leichte und sichere Methode die Nervenendigungen an Muskelfasern und Gefässen nachzuweisen (nach. Chr. Sihler). Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. Jahrg. 1895. S. 31 ff.

Chr. Sihler: Neue Untersuchungen über die Nerven der Muskeln mit Berücksichtigung umstrittener Fragen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 68. 1900. S. 323 ff.

davon durchtränkt ist. Die Bindesubstanz in den Muskelgeweben und um sie herum ist nun soweit gelockert und teilweise ausgelöst, dass sie dem Eindringen der Farbe kein Hindernis mehr in den Weg setzt und man kann nun zur Färbung schreiten. Die Färbeflüssigkeit hat folgende Zusammensetzung: 1 Teil Ehrlichsches Hämatoxylin (nicht zu frisch) + 1 Teil Glyzerin + 6 Teile Chloralhydratlösung (1 : 100 Aqu. dest.). Ist das Präparat hinreichend von den Farbstoffen durchzogen, was etwa nach 3—10 Tagen der Fall zu sein pflegt, so wird es in Glyzerin übertragen, das das eine oder andere Mal gewechselt wird, worin es dann auch aufbewahrt wird. — In Anbetracht des Umstandes, dass die Präparate, bei denen ich diese Methode zur Anwendung brachte, wesentlich dicker waren als diejenigen, für die sie eigentlich bestimmt war, so habe ich sowohl die Mazerationsflüssigkeit als auch das Glyzerin oft bedeutend längere Zeit einwirken lassen, die erstere etwa drei Wochen, die letztere einen Zeitraum von einigen Tagen bis zu einigen Monaten. In gleicher Weise wurde die Färbungszeit in einigen Fällen ausgedehnt, wie ich jedesmal bei Beschreibung der einzelnen Präparate des näheren bemerken werde. Während des Mazerations- und Färbungsaktes ist die lospräparierte Bauchwand stets im Glasrahmen eingenäht gehalten gewesen, genau so wie bei der Untersuchungsmethode Nr. II. Für die darauffolgende Präparation wurde das Präparat, immer noch im Glasrahmen ausgespannt, auf eine grössere Glasscheibe gelegt, die dann auf ein Mayersches Stativ plaziert wurde. Bei durchfallender intensiver Beleuchtung ist die Präparation unter Zuhilfenahme von einem Paar Präpariernadeln oder häufiger von einer spitzen Pinzette und einer gebogenen zweischneidigen Präpariernadel ausgeführt worden. Den überwiegend grössten Teil der Präparation habe ich bei 6—10 maliger Lupenvergrösserung ausführen können, doch nicht so selten habe ich zum Mikroskop greifen müssen. — Durch diese Methode ist nicht lediglich

die Muskulatur aufgelockert worden, sondern die Nerven haben gleichfalls eine markante Farbe erhalten, die teilweise ihre Struktur hat hervortreten lassen, so zwar, dass man ihnen bei der Präparation leichter hat folgen können. Freilich hat auch die Muskulatur Farbe angenommen, doch nicht in dem bedeutenden Masse wie die Nerven.

IV. Die Behandlung mit Essigsäure-Osmium ist in folgender Weise ausgeführt worden. Die wie bei der Untersuchungsmethode Nr. II lospräparierte und in den Glasrahmen eingespannte Bauchwand wurde mit einer schwachen (etwa $^1/_2$ %) Essigsäurelösung 24 Stunden hindurch vorbehandelt, und nachher in ($^1/_2$: 1000) Überosmiumsäurelösung etwa 20—40 Minuten lang gefärbt. Als die Nerven genügend gefärbt zu sein schienen, ist das Präparat in einer sehr schwachen (ungefähr $^1/_4$ %) Essigsäurelösung ein paar Stunden und dann in destilliertem Wasser gewaschen worden. Um Schimmelbildung zu vermeiden, wurde es hernach in Glyzerin aufbewahrt. Zum Zwecke des Studiums unter der Lupe oder unter dem Mikroskope wurde es auf einen sehr grossen und breiten Objektträger und unter Deckgläschen gelegt. — Diese Methode hat es mir ermöglicht, mit Leichtigkeit die Nerven, die in dunkelbrauner Farbe sich scharf von den matt gelbbraun gefärbten Geweben abheben, auf weite Strecken hin zu verfolgen, von tief zwischen den Bauchmuskeln her bis hinein in ihre feineren Verzweigungen.

V. Vitale Methylenblaufärbung.

Als Untersuchungsmaterial habe ich bei dieser Methode teils irgend ein grösseres Tier (Katze oder Hund), teils kleinere Tiere (Mäuse), teils ausgetragene Menschenföten, die unmittelbar nach der Geburt gestorben waren und die ich im günstigsten Falle $1^1/_2$ Stunden nach dem Ableben zur Präparation erhalten habe, verwendet. Da die Peritonealoberfläche der grösseren Tiere allzu

ausgedehnt, die Nervenausbreitung auf ihnen allzu kompliziert und somit weniger geeignet war einen klaren Überblick über die Innervation des Peritoneum zu bieten, nahm ich Abstand von der weiteren Bearbeitung dieser Tiere und übergehe daher hier die bei ihnen angewandte Injektionsmethode. Bei den kleineren Tieren habe ich die Methode in folgender Weise zur Anwendung gebracht: Nach erfolgter Tötung des Tieres wurde das Sternum in der Mittellinie vom Manubrium bis hinunter zum Proc. xiphoideus gespalten und hierauf eine feine Kanüle in die linke Kammer des blossgelegten Herzens eingeführt. Hierdurch ist dann vorsichtig eine auf 38° C. erwärmte $^1/_{10}$%ige Lösung von Methylenblau in physiologischer Kochsalzlösung injiziert worden, solange bis die Bauchhaut eine bläuliche Färbung angenommen hatte. Da bei der Spaltung des Sternum stets eine Anzahl von Blutgefässen geöffnet wird und hierdurch nicht nur Blut sondern auch Injektionsflüssigkeit austritt, so habe ich der grösseren Sicherheit wegen nach der Gefässinjektion immer auch die Bauchhöhle mit Farblösung gefüllt. Bei einigen Tieren ist auch nur eine Injektion in die Bauchhöhle vorgenommen worden. Eine halbe Stunde oder drei Viertelstunden hat die Farblösung dann etwa ihre Wirkung ausüben müssen. Währenddessen versuchte ich mit der in die Bauchhöhle gesteckten Kanüle die Eingeweide von dem Teil der Bauchwand fern zu halten, den ich zur Untersuchung ausersehen hatte. Schnell wurden dann Haut, Extremitäten und Brustmuskulatur abgetrennt, die Bauch- und Brustwand wurde vollständig in der Nähe der Wirbelsäule losgeschnitten und zwar unter Beibehaltung der Randteile des Beckens, an denen die Bauchmuskulatur befestigt ist. Die losgetrennte Körperwand wurde nun in einen Glasrahmen eingenäht und zwar unter möglichst geringer Dehnung. Dabei wurde die Peritonealoberfläche sowohl vor Berührung als auch vor Austrocknung geschützt dadurch, dass man sie von Zeit zu Zeit mit den gerade zuvor herausgenommenen Bauch- und Brust-

viscera bedeckte. Gewöhnlich nahm diese Präparation und Einrahmung etwa eine halbe Stunde in Anspruch. Um das Tier bei Körperwärme zu erhalten, hielt ich unterdessen die Unterlage angewärmt. Das eingerahmte Präparat wurde darauf, die Peritonealfläche nach oben, in eine auf ca. 38° C. erwärmte Petri-Schale mit nicht luftdicht schliessendem Deckel übertragen, und diese dann in einen ebenso erwärmten Thermostaten gestellt. Ungefähr alle 10 Minuten wurde das Präparat unter dem Mikroskope betrachtet und mit warmer physiologischer Kochsalzlösung angefeuchtet. Nach Verlauf einer halben Stunde oder nach etwas längerer Zeit, wenn die Nerven nach meiner Ansicht die bestmögliche Färbung angenommen hatten, wurde das Präparat in eine gesättigte Lösung von pikrinsaurem Ammoniak gelegt, worin es 15—20 Stunden verbleiben musste. Die Schale wurde während dieser Zeit entweder in fliessendem Wasser gehalten oder in kaltem, das eine Temperatur von 0° oder höchstens + 5° C. aufwies. Darauf wurde das Präparat zum Zwecke der Aufhellung eingeschlossen in eine Lösung, die zu gleichen Teilen aus pikrinsaurem Ammoniak und Glyzerin bestand, und so bei einer Temperatur von 0° bis + 5 C. aufbewahrt. Bei Gelegenheit der Bearbeitung des Präparates unter dem Mikroskope wurde es auf einen grossen Objektträger gelegt und unter Deckgläschen gehalten. — Bei den Menschenföten, die ich nach dieser Methode behandelt habe, wurde die Injektionskanüle entweder in die Art. carotis oder nach Spaltung des Sternum und Entfernung der linken Lunge tief in die Aorta thor. desc. eingeführt. Als nun möglichst viel Blut durch die verletzten Hals- und Brustgefässe abgelaufen war und bei Eröffnung der Brusthöhle die Venae cavae unterbunden worden waren, wurde die Farblösung injiziert. Hierbei wurde die Aorta femoralis komprimiert, um die Farblösung in die Bauchwand hineinzuzwängen, und als diese nun bis hinauf zum Epigastrium stark blau gefärbt worden war, wurden die Venae cavae durchschnitten, so dass das Blut ablaufen konnte.

Nun wurde mehr Farblösung injiziert, bis die mittlerweile etwas abgeblichene Bauchhaut wiederum eine tiefblaue Färbung angenommen hatte. Ebenfalls direkt in die Bauchhöhle wurde die Farblösung hernach injiziert. Bei der nachfolgenden Zergliederung wurde die Bauchwand nach Entfernung der Haut in der Mittellinie gespalten und jede Hälfte für sich herausgenommen. Direkt wurden die beiden Präparate nun in Petrischalen gelegt und in den Thermostaten überführt. Wenn dann ihre Färbung nach ca. 30—40 Minuten für gut befunden wurde, nahm die Fixierflüssigkeit (Pikr.-Am.) sie auf. Etwa 20 Stunden später wurden dann die Mm. obl. abd. ext. und int. sowie rect. abd. fortpräpariert, und hierauf der Rest der Bauchwand, mithin M. transv. (und die hintere Rektus-Scheide) und das Peritoneum in einen Glasrahmen eingenäht und in die pikrinsaure Ammoniak-Glyzerin-Mischung überführt. Späterhin, bei der mikroskopischen Bearbeitung der Präparate, habe ich es mir besonders angelegen sein lassen, dass sie unter Deckgläschen sorgfältig geschützt wurden, und vor allem habe ich Sorge getragen, dass sie nicht länger als eben gerade notwendig war, auf dem Objektträger auslagen. Sogleich nach Abschluss der Arbeit wurden sie aus diesem Grunde jedesmal wieder in die kalte pikrinsaure Ammoniak-Glyzerin-Mischung überführt. — Infolge dieser Behandlung gelang es mir, die Farbe in den Präparaten länger als drei Monate zurückzuhalten.

Mit dieser eben geschilderten Methode konnte ich nun bisweilen die Peritonealnerven bis weit in ihre so äussert feinen Verzweigungen hinein verfolgen.

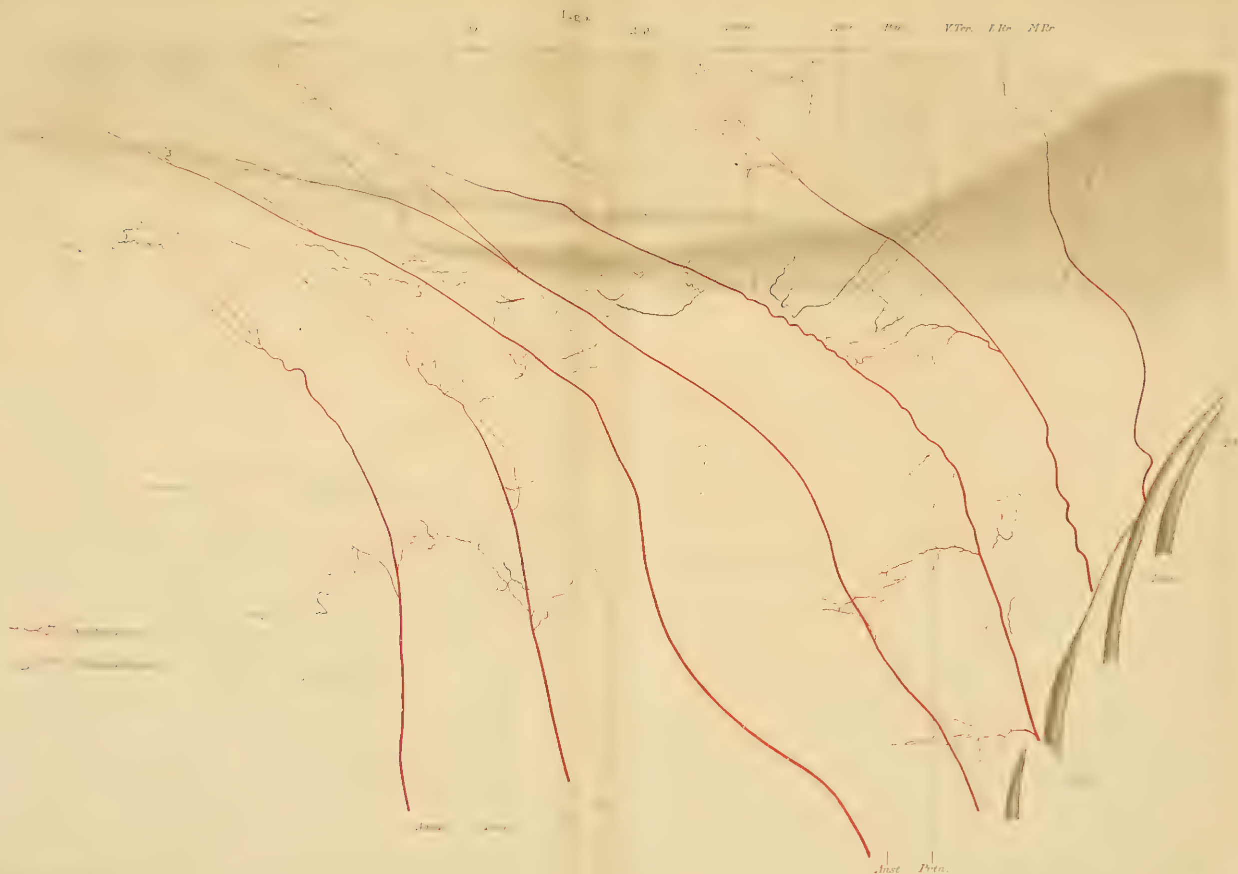
Untersuchungen.

I. Abteilung.

Als ich meine Untersuchungen begann, versuchte ich zunächst Nerven im Peritoneum zu entdecken. Zu diesem Zwecke behandelte ich Katzen und Hunde nach der vitalen Methylenblaumethode, präparierte sodann die vordere Bauchwand aus und studierte deren Peritoneum direkt. Auf diese Weise fand ich zwar Nerven, sowohl Gefässnerven wie andere Peritonealnerven, aber eine klare Übersicht über ihre Verteilung und über ihren Verlauf konnte ich nicht gewinnen. Ebenso war es unmöglich eine klare Vorstellung zu bekommen über die eigentlichen Ausgangspunkte der Nerven bei ihrem Eintritt in das Peritoneum. Es galt also zunächst eine sichere Basis für die Forschung zu schaffen in einer genauen Kenntnis der Nervenverteilungen in der dem Peritoneum von aussen anliegenden Bauchwandmuskulatur. An Präparaten der vorderen Bauchwand von Mensch, Hund und Katze sezierte ich die Bauchmuskeln daher Schicht für Schicht und in den tiefsten Partien Fiber für Fiber fort und versuchte so den Verlauf der Interkostal- und Lumbalnerven durch die Bauchwand zu verfolgen. Diese meine ersten Versuche übergehe ich jedoch hier. Sie überzeugten mich, dass ich, um Ursprung, Eintritt in das Peritoneum und Verlauf der Nerven genau studieren zu können, zuerst mein Versuchsmaterial in Tieren mit dünnerer Bauchmuskulatur und geringerer Peritonealfläche suchen müsse. Ich entschied mich deshalb für die Ratte (Mus decumanus).

Ratte Nr. 1.

Untersuchungsmethode Nr. III. Vorliegendes Präparat umfasst die Mittelpartie der vorderen Bauchwand in einer Ausdehnung von


V. Trr.
L. Rr.
M. Rr.
Anst
Prtn.

3 cm kephal und 2 cm kaudal um den Nabel herum, sowie von 4 cm zu beiden Seiten der Mittellinie. Die Haut war bereits entfernt worden als das Präparat in den Glasrahmen eingenäht wurde; in diesem aber wurde dann die Bauchmuskulatur bis auf den M. transversus fortseziert. Hierauf musste das Präparat in der Mazerationsflüssigkeit 26 Stunden, in Glyzerin 2 Stunden und in der Farblösung 8 Tage liegen bleiben. Späterhin wurde es in Glyzerin aufbewahrt.

Bei der Präparation versuchte ich durch vorsichtiges Entfernen des M. transversus, Fiber nach Fiber, die Durchtrittsstellen der Peritonealnerven zu entdecken. Vor allem war ich auch darauf bedacht, deren eventuellen Zusammenhang mit den Interkostalnerven aufzufinden, was freilich nicht gelang. Trotzdem will ich dieses Präparat nicht ganz und gar unberücksichtigt lassen, zumal es so viele Aufschlüsse über den Nervenverlauf im Peritoneum bot.

Bereits bei sechsmaliger Lupenvergrösserung gewahrt man im subserösen Bindegewebe eine recht beträchtliche Menge von Nerven[1]). Die überwiegende Mehrzahl und zwar die grösseren unter ihnen zeigen im medialen Teile des Präparates, d. h. hinter dem M. rectus und dem medialen Teile des M. transversus eine deutlich medial-kephale Richtung, während die Nerven in den mehr lateralen Teilen der Bauchwand keine so ausgeprägte Hauptrichtung in ihrem Verlaufe aufweisen. Bei näherer Betrachtung und bedeutenderer (10 maliger) Vergrösserung findet man, dass die Nerven Gruppen bilden, die entstanden sind durch eine reichliche Verästelung und Verzweigung der in die subserösen

---

[1]) In der vorliegenden Arbeit bezeichne ich mit „Peritoneum" oder „Bauchfell" nicht nur die Epithellage, womit die Bauchhöhle ausgekleidet ist, sondern auch die bindegewebige Membran, auf der das Epithel sitzt. „Serosa" oder „die oberflächliche Schicht" des Bauchfellüberzuges, werden zur Abwechslung für „Peritoneum" benutzt. Die lockere bindegewebige Lage aber, die die Serosa mit der muskulösen oder sehnigen Bauchwand verbindet, bezeichne ich als „das subseröse Gewebe" oder als „Subserosa" oder auch als „die tiefe Schicht des Bauchfellüberzuges."

Gewebe und in die Serosa eindringenden kleinen Nervenstämme. Diese Äste teilen sich zu wiederholten Malen und ein grosser Teil der so entstandenen Zweige vereinigt sich nach längerem oder kürzerem Verlaufe entweder mit dem Hauptaste, wovon sie ausgegangen sind, oder mit ähnlichen Zweigen, die zu angrenzenden Nerven gehören. Hierdurch entsteht ein vielmaschiges Nervennetz, das die Nerven des Peritoneum auf beträchtliche Flächen miteinander verbindet.

Bei mikroskopischer Untersuchung (100 bis 150facher Vergrösserung) findet man, dass die grösseren Nerven durch eine Gruppe von höchstens 8—10 markhaltigen Fasern gebildet werden. An den Verästelungspunkten kommen sowohl Teilungen der Nervenfasergruppe vor, und das ist bei weitem das Gewöhnlichste, aber auch wirkliche Teilungen von einzelnen Nervenfasern. Die gröberen sowohl wie auch die feineren markhaltigen Nerven geben an mehreren Stellen ihrer Bahn feine marklose Nervenfasern ab. Auch diese verästeln sich wiederholt und von ihnen verbindet sich ein grosser Teil wieder mit dem Hauptast, von dem sie sich kurz zuvor abgezweigt, oder mit ähnlichen feinen Zweigen von angrenzenden Nerven. So entstehen gleichfalls von feinen marklosen Fasern gebildete Netzwerke, die entweder in die Maschen des zuvor beschriebenen Netzwerks gelagert sind, oder, wenn sie die markhaltigen Fasern überkreuzen, näher unter der Peritonealfläche als diese. Aber ausser diesen netzbildenden oder von den Netzen ausgehenden Nerven giebt es im Peritoneum eine nicht geringe Menge von anderen marklosen Nerven, die in verschiedenster Weise endigen. Über die Art und Weise jedoch, wie diese ihren Abschluss finden, kann vorliegendes Präparat keine völlig zuverlässigen Aufschlüsse liefern, da es während der Präparation allzu vielen Zerrungen und Dehnungen ausgesetzt gewesen ist.

Ratte Nr. 2.

Hauptsächlich Untersuchungsmethode Nr. III. Nach Entfernung der Haut wurde die Bauchwand in der Mittellinie gespalten und jede Hälfte in einen Glasrahmen eingenäht. Der Verlauf der grossen Interkostalnervenstämme wurde durch umgeknüpfte feine Fäden markiert. Das Präparat lag 24 Stunden in der Mazerationsflüssigkeit, 2 Stunden in Glyzerin und darauf in der Farblösung zwei Tage. Am dritten Tage wurde der M. obl. abd. ext. abseziert. Da aber die tieferen Muskelschichten und die Nerven sich nur langsam färbten, wurde das Präparat noch für weitere 5 Tage in die Farbflüssigkeit gelegt und nach Ablauf dieser Zeit in Glyzerin.

Bei der Präparation suchte ich die Gebiete zwischen je zwei Interkostalnervenstämmen in der Bauchwand auf. Hier präparierte ich vorsichtig den M. obl. abd. int. und den M. transv. fort, Fiber für Fiber, bis ich den Bauchfellüberzug erreichte. Dieser war reichlich mit Nerven versehen, die sich bald nach dem Eintritt in zahlreiche, immer feiner werdende Nervenstränge teilten, von denen sich mehrere unmittelbar nachher mit ähnlichen Zweigen von angrenzenden Peritonealnerven vereinigten. Hierdurch entstand ein weitmaschiges aus ungleich grossen Nerven zusammengesetztes Netzwerk, in das hier und dort verhältnismässig grosse Nerven einmündeten. Diese letztgenannten Nerven kamen aus der Transversusmuskulatur hervor, durch welche hindurch ich sie zu verfolgen versuchte in centraler Richtung, wenn möglich bis auf die Interkostalnervenstämme. Doch auch bei diesem Präparat gelang es mir nicht vollkommen. Aber mit Hilfe des Mikroskopes bei 100 bis 150facher Vergrösserung konnte ich mehrere Male wenigstens konstatieren, dass die Peritonealnerven von denselben Nerven ausgingen, die die Muskelfasern des Transversus innervieren. Das Mikroskop ermöglichte mir ebenfalls ein eingehendes Studium des Nervennetzes im Peritoneum. Die gröbsten Nerven darin enthielten höchstens etwa 10, für gewöhnlich nur 5—6 Nervenfasern, von denen die überwiegende Mehrzahl deutlich mark-

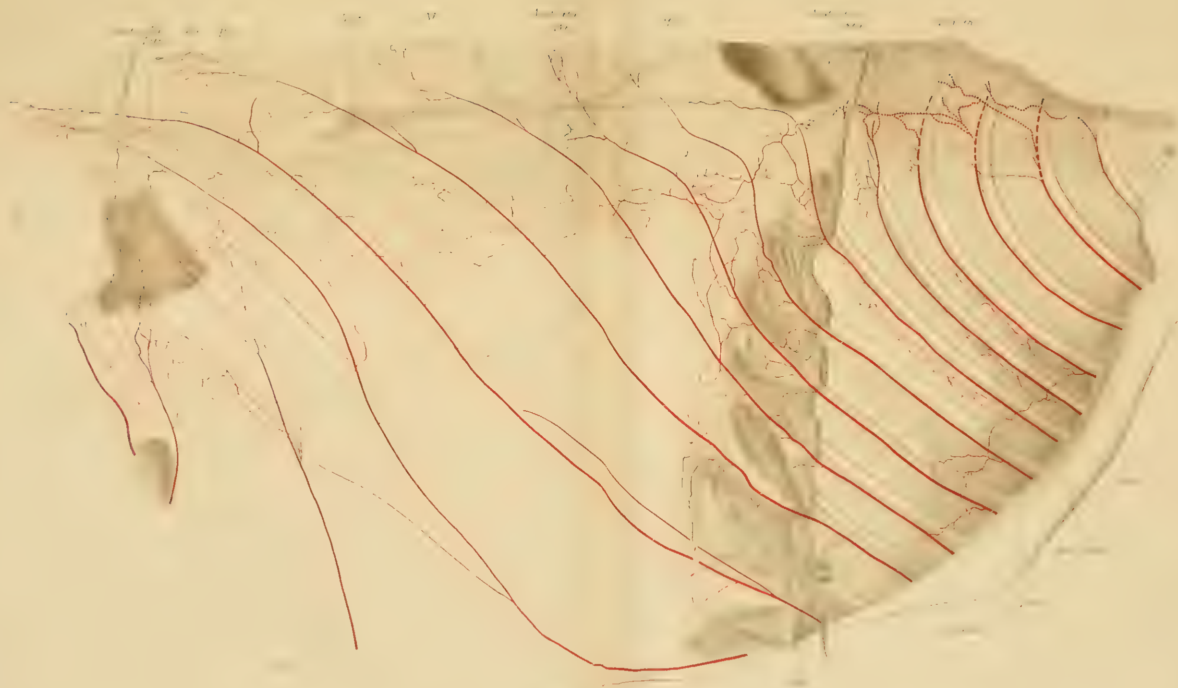
haltig war. Die Verästelungen kamen zu stande teils, und dies war am gewöhnlichsten, durch Auseinanderbiegen der einzelnen Nervenfasern, teils aber durch deutliche Teilungen einiger Fasern. Schliesslich wurden einige Äste der Netze zu einzelnen markhaltigen Fasern reduziert. Sowohl von den gröberen Nerven, die aus mehreren Fasern bestanden, als auch von den feineren, die aus nur einer einzigen markhaltigen Faser bestanden, gingen meistens annähernd im rechten Winkel eine grosse Zahl markloser Fädchen aus, die dann ihrerseits wiederum noch feinere Ästchen aussenden konnten, die nach oft ziemlich langer Bahn, ohne dass ich eigentlich unterscheiden konnte wie, einen Abschluss fanden.

Ich stellte dann mit diesen Präparaten von der Ratte, die nach Sihlers Methode behandelt waren, noch fernere Versuche an, vor allem um von den Interkostalnerven ausgehend den Zusammenhang zwischen diesen und dem peritonealen Nervennetze klarzulegen, jedoch ohne Erfolg. Die Zahl der Nervenverästelungen und -verbindungen war zu erheblich, die Muskulatur zu dick und durch die Mazeration nicht genügend gelockert. Um mehr Licht in die verwickelten Nervenverhältnisse der Bauchwand zu bringen, musste ich zum Untersuchungsmaterial ein noch kleineres Tier, etwa Mus musculus, wählen und die Mazerationszeit bedeutend ausdehnen; das schien mir eine unabweisbare Notwendigkeit zu sein.

Mäuse.

Maus Nr. 1.

Untersuchungsmethode Nr. III. Nachdem Haut und Extremitäten entfernt worden waren, wurde die Wirbelsäule herausgeschnitten und die Eingeweide wurden herausgenommen. Der grösste Teil der Brustwand wurde fortgeschnitten, so dass schliesslich nur Bauchwand (Muskulatur und Peritoneum) und Rippenbogen das Präparat ausmachten, das nun in den Glasrahmen eingenäht wurde.


Fig. III.

Die Mazeration dauerte etwa 3 Wochen. Da die Nerven nach Ablauf dieser Zeit ganz deutlich hervortraten, zeichnete ich das Präparat mit Hilfe eines Edingerschen Projektionsapparates in ca. 10 facher Vergrösserung und interpolierte mit Hilfe eines Mayerschen Präparierstativs, einer Lupe und eines Abbeschen Zeichenapparates. Darauf wurde das Präparat in Glyzerin gelegt. Nach vier Tagen hatte es sich soweit geklärt, dass noch mehr Nerven sichtbar wurden, die jetzt ebenfalls eingezeichnet wurden. Nun wurde das Präparat einen Monat lang in die Farbstofflösung gelegt, um dann in Glyzerin aufbewahrt zu werden.

Bei der Präparation folgte ich den Interkostalnerven vom Rande des Brustkorbes bis in ihre feinsten sichtbaren Verzweigungen. In dem Masse wie die Nerven durch das Fortpräparieren der Muskelfasern blossgelegt wurden, legte ich sie auf der zuerst entworfenen Zeichnung mit Farbe an, die Hautnerven grün, die Nerven im Zwischenraum zwischen Mm. obl. abd. ext. und int. grün und rot, die Nerven im Zwischenraum zwischen Mm. obl. int. und transv. rot. So ist Figur I entstanden, die somit ein getreues Bild von dem Verlauf der Nerven in der Bauchwand und ihrem gegenseitigen Verhältnis zu einander liefert.

Bei Betrachtung dieser Abbildung merkt man sofort, dass die Nerven des M. obl. ext. eine Abteilung für sich bilden, die ganz und gar von den übrigen Muskelnerven geschieden ist. Schon mit den Rami perforantes laterales verlassen sie die Interkostalnervenstämme und treten in den Zwischenraum zwischen Mm. obl. ext. und int. ein, wo sie dann eine augenfällige, stark kaudale Deviation in ihrem Verlaufe zeigen.

Genau denselben Ursprung und denselben Verlauf der Nerven des M. obl. abd. ext. wie hier, findet man in der ausführlicheren Skizze über die Innervation der Bauchwand, die ich früher in den Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft 1904 publiziert habe, und auf die ich hier nur verweise. Die-

selbe Verbindungsschlinge zwischen dem letzten Thorakalnerven und dem ersten Lumbalnerven wie hier, kann man auch dort wiederfinden und ausserdem auch die von ihr innervierte Inscriptio tendinea!

Während ihres Verlaufes zwischen den Mm. obl. abd. ext. und int. geben die Nerven an den erstgenannten Muskel zahlreiche Zweige ab, die ich in die Originalskizzen eingetragen, hier bei der Reproduktion aber, der grösseren Übersichtlichkeit wegen, zum grossen Teile fortgelassen habe.

Die übrigen Muskelnerven bilden eine ebenso natürlich abgegrenzte Abteilung für sich, besonders stehen die Nerven für Mm. obl. int. und transv. in intimem Zusammenhang miteinander. Wenn sie die Interkostalnervenstämme verlassen, gehen sie meistens gemeinsam von diesen aus; ja Äste von je zwei Interkostalstämmen laufen oft auf lange Strecken nebeneinander her und bilden so die zahlreichen Anastomosenschlingen, die die Bauchwand so zierlich durchweben. Erst dann scheiden sich ihre Wege; die Nerven für M. obl. int. bilden noch feinere Zweige oder Anastomosen schlingen für sich, und die Nerven für M. transv. ebenfalls. Diese Zweige und Anastomosenschlingen sind jedoch im allgemeinen zu fein, um bei 10facher Vergrösserung gesehen werden zu können, und um so schwieriger herauszupräparieren, da sie teilweise tief in der Muskulatur liegen. An einigen Stellen sieht man jedoch schon bei dieser Vergrösserung Anastomosenschlingen, die einander kreuzen, ohne zusammen zu schmelzen, so z. B. bei a und b sowie an einigen anderen Stellen. Stellt man mikroskopische Untersuchungen an, so findet man, dass alle Nervenfasern, die von der nach der Hautoberfläche zu gelegenen, von diesen Anastomosenschlingen ausgehen, in den M. int. und alle, die von der tiefer gelegenen ausgehen in den M. transv. übergehen. Von der letzterwähnten Serie von Anastomosen oder Zweigen

wären mithin Peritonealnerven zu erwarten. Nach langem Suchen fand ich sie auch vor allem auf einem Gebiete der Bauchwand, nämlich lateral vom M. rectus. Hier sah ich Peritonealnerven von den Nervenanastomosenbogen des M. transv. ausgehen, dessen Muskulatur durchdringen und in das Peritoneum eintreten. Aus leicht ersichtlichen Gründen konnte ich die Nerven nicht weit in dem Peritoneum verfolgen; durch die langwierige Mazeration und die vielen Prozeduren, die das Präparat hatte überstehen müssen, waren grosse Teile des Peritoneum zerstört worden. Ich hatte aber mein zunächstliegendes Ziel erreicht und mir eine genaue Kenntnis der Nervenverteilungen in der Bauchwand und des Verlaufs der Nerven, die in das Peritoneum eintreten, verschafft. Ich musste nun nach einer anderen Methode Umschau halten, die mir ein genaueres Studium der Nerven im Peritoneum selbst ermöglichen würde.

Figur I ist auch gerade in der Hinsicht interessant, dass sie aufzeigt, welcher starken Verschiebung die Elemente in den ursprünglichen Myomeren während ihres Wachstums ausgesetzt gewesen sind. Im oberen Teil der Bauchwand ist diese Verschiebung weniger bedeutend gewesen, so dass hier die metamere Anordnung sich zum wenigsten noch angedeutet findet. In den unteren Partien aber sieht man wie die Zellkomplexe in den verschiedenen Schichten so starken verschiedenen Strömungen unterworfen gewesen sind, dass sie weit übereinander und ineinander verschoben worden sind. Die Innervation des M. rectus giebt ausserdem eine interessante Andeutung über das Anwachsen des Muskels. Diese Fragen muss ich aber doch bis auf weiteres beiseite lassen und ihre Erörterung auf einen späteren Zeitpunkt verschieben. Auch ist die Zeichnung, was die Innervation des M. rectus betrifft, nicht so vollständig ausgeführt.

Maus Nr. 2.

Untersuchungsmethode Nr. V. Injektion der Methylenblaulösung nur in die Bauchhöhle.

Bei diesem Präparate nahm ich für die Untersuchung den oberen Teil der Bauchwand bis hinab zur Nabelhöhe. Ich fand hier in der Peritonealbekleidung der Bauchwand wohlgefärbte Nerven, die sich unter dem Mikroskop bei ca. 100facher Vergrösserung durch ihren schwach zickzackförmigen Verlauf und ihre dunkelblaue Färbung ganz deutlich von der darunterliegenden gelbbraunen Muskulatur abhoben. Am deutlichsten traten die unmittelbar lateral vom M. rectus verlaufenden hervor. Hier traten sie aus der Muskulatur des Transversus als ziemlich schmale Stämme hervor, die sich bald in noch feinere Äste auflösten, von denen die grössten und die, die dem Rektusrande am nächsten hervortraten, eine medial-kephale Richtung einschlugen, während etwas weiter lateral vom Rektusrande einzelne kleinere Nerven eine mehr laterale Deviation aufwiesen. Diese Peritonealnerven, die nur 1 bis 2 höchstens 3 markhaltige Fasern enthielten, versandten während ihres Verlaufes mehrere teils markhaltige teils marklose feine Nervenfasern, von welchen die grösste Mehrzahl nach längerem oder kürzerem Verlaufe in so feine marklose Nervenenden auslief, dass man nicht einmal bei 350facher Vergrösserung mit Sicherheit ihre Fortsetzung gewahren konnte. Einige wenige Nervenfädchen schienen in schmalen ovalen Körperchen zu endigen, die eine stärker gefärbte Zentralpartie zeigten und etwa an die Pacinischen Körperchen erinnerten. In diesen Präparaten, die ja nicht für derartige Detailstudien abgesehen waren, nahm man sie allzu undeutlich wahr, als dass man sie eingehender hätte beschreiben können.

Maus Nr. 3.

Behandlungsmethode Nr. V. Injektion der Methylenblaulösung nur in die Bauchhöhle.

Bei diesem Präparate bediente ich mich für die Untersuchung des mittelsten Teiles der rechten Bauchwand, der das Ausbreitungsgebiet der Abdominaläste der fünf unteren Interkostalnerven umfasste. Auch hier traten die grössten und meisten Peritonealnerven am lateralen Rektusrande hervor und auch hier wiesen sie oberhalb des Nabels eine medial-kephale Richtung auf. In gleicher Höhe mit dem Nabel indessen schlugen die verschiedenen Nerven nach ihrem Eintritt ins Peritoneum ungleiche Richtungen ein. Von denen, die in unmittelbarer Nähe des Rektusrandes hervorkommen, nahmen die mehr kephal belegenen einen medial-kephalen Verlauf, die mehr kaudal belegenen einen medial-kaudalen, während diejenigen, die in grösserer Entfernung vom Rektusrande hervorkamen, eine mehr laterale Richtung einschlugen und zwar entweder eine lateral-kephale (die oberen) oder eine lateral-kaudale (die unteren und die meisten). Die Nerven der Nabelgegend zeigten also eine sternförmige Ausstrahlung nach mehreren Richtungen. Unmittelbar unter dem Nabel nahmen die Nerven zunächst eine stark kaudale (und ein wenig mediale) Richtung ein und bogen sich dann in scharfem Winkel und in medial-kephaler Richtung; noch weiter vom Nabel aus nach unten war die Richtung hauptsächlich (kaudal oder) kephal.

Auf der Skizze von den Nerven, die ich nach diesem Präparate hergestellt habe, hatte ich gleichfalls die Fiberrichtung in dem darunterliegenden M. transv. angebracht und bei näherem Zusehen zeigte es sich da, dass die Peritonealnerven im allgemeinen beinahe rechtwinkelig zu den Muskelfasern verliefen: Die letztgenannten hatten nämlich eine medial-kaudale Richtung, die ersteren hingegen zumeist eine medial-kephale oder lateral-kaudale. Die übrigen Nerven, die in medial-kaudaler oder lateral-kephaler Richtung verliefen, folgten anfangs der Richtung der Interstitien zwischen

den Muskelfasern eine beträchtliche Strecke, bis auch sie endlich in eine zu den Muskelfasern rechtwinkelige Richtung abschwenkten, als sie sich der Peritonealfläche mehr näherten. So völlig regelmässig war das Verhältnis zwischen den Peritonealnerven und den Fasern des M. transv. in Bezug auf ihre Richtung doch nicht; es liegt auf der Hand, dass man ebenfalls den Einfluss spüren konnte, den das Wachstum der übrigen Muskulatur der Bauchwand und besonders des M. rectus sowie die Dehnung der Bauchwand ausgeübt haben.

Wenn man das Präparat bei noch bedeutenderer Vergrösserung (etwa 150facher) betrachtete, so zeigte es sich, dass die Peritonealnerven aus nur 1—2, höchstens aus 3 Nervenfasern bestanden, dass die Verästelungen zu stande kamen nicht nur durch das Auseinanderbiegen der Nervenfasern, sondern auch durch deren Teilung bei den Ranvierschen Einschnürungen, was dieses Präparat besonders schön veranschaulichte. Über die Art und Weise, wie die Nerven endigten, lieferte dies Präparat keine neuen Aufschlüsse. Die Nervenfädchen wurden schliesslich so ungemein fein, dass man sie nicht mehr deutlich verfolgen konnte.

Maus Nr. 4.

Untersuchungsmethode Nr. V. Injektion der Methylenblaulösung in die Bauchhöhle.

Ich untersuchte hier den mittleren Teil der (linken) Bauchwand. In der Hauptsache bot dieses Präparat dasselbe Bild wie das frühere: Die Nerven am lateralen Rektusrande nahmen oberhalb des Nabels auch hier einen medial-kephalen Verlauf, und in der Nabelgegend trat eine Nervengruppe hervor, von der zunächst ein Teil in kephaler Richtung ausstrahlte, ein Teil aber in kaudaler Richtung, während ihre Äste alle schliesslich auch bei diesem Präparate in eine medial-kephale oder lateral-kaudale Richtung einbogen.

Maus Nr. 5.

Untersuchungsmethode Nr. V. Injektion von Methylenblaulösung in Herz und Bauchhöhle.

Da es mir bei den bis jetzt geschilderten Präparaten nicht gelungen war, die tiefer in der Bauchmuskulatur belegenen Nerven zu färben und somit einen Zusammenhang zwischen den Peritonealnerven und den Nervenstämmen, wovon sie ausgehen, aufzuweisen, nahm ich bei diesem Präparat nicht nur die Injektion von Methylenblaulösung in die Bauchhöhle, sondern auch in das Herz vor, und zwar in die linke Kammer. Dies glückte jedoch nicht vollständig, da das Herz während der Manipulationen barst. Indessen wurden eine Menge von Nerven im Peritoneum gefärbt, die in ihrem Verlauf übereinstimmten mit den bei den vorhergehenden Präparaten beschriebenen. Das Hervortreten der Nerven aus den inter- oder intramuskulären Stämmen war jedoch nicht zu eruieren.

Maus Nr. 6.

Untersuchungsmethode Nr. V. Injektion von Methylenblaulösung in Herz und Bauchhöhle.

Bei diesem Präparate unterzog ich nicht nur den medialen, sondern auch den lateralen Teil der (rechten) Bauchwand einer Untersuchung. Die Färbung war bei einigen Teilen des Präparates so wohl gelungen, dass sogar einige von den Anastomosenschlingen zwischen den Ästen der Interkostal- bezw. der Lumbalnerven in der Bauchwandmuskulatur Farbe angenommen hatten, so dass ich sowohl in den medialen wie lateralen Partien der Bauchwand den Peritonealnerven deutlich folgen und ebenso ihr Hervortreten aus diesen Anastomosenschlingen, ihr Passieren des M. transv., sowie ihren weiteren Verlauf im Peritoneum beobachten konnte.

Um eine Übersicht hierüber zu geben, füge ich eine nach diesem Präparate hergestellte Zeichnung bei (vergl. Figur II).

Es ist jedoch eine der Arbeitszeichnungen und sie ist daher nicht überall so vollständig ausgeführt. Die Peritonealnerven sind jedoch so vollständig eingetragen, wie ich ihnen eben im Präparate zu folgen vermochte. Hierbei ist jedoch zu bemerken, dass sowohl hier wie in den folgenden Zeichnungen das Kaliber der Peritonealnerven im Verhältnis zu den Muskelnerven etwas zu gross gezeichnet ist. Die Peritonealnerven werden nämlich in diesen Präparaten erst bei 25 facher Vergrösserung sichtbar. Da aber 25 mal vergrösserte Zeichnungen der Bauchwand unerhört viel Arbeit und Zeit für die Ausführung in der Camera in Anspruch nahmen, musste ich zu einem Auswege meine Zuflucht nehmen und erst eine weniger vergrösserte Grundzeichnung herstellen, worin dann unter Anwendung bedeutenderer Vergrösserung späterhin die Peritonealnerven eingepasst wurden. Hierbei wurde genau Rücksicht auf ihre Lage, Richtung und Ausdehnung im Verhältnis zu den in die Grundzeichnung eingetragenen Orientierungspunkten genommen. Nur ihr Kaliber ist somit etwas vergrössert worden. Die Zeichnung ist folgendermassen hergestellt worden: Zunächst wurde eine Grundzeichnung gemacht mit Hilfe von Zeiss' Präp.-Mikroskop + aplanat. Lupe Nr. 9, bei sechsfacher Vergrösserung. Dann wurde jeder Nerv im Mikroskop kontrolliert und komplettiert bei zuerst fünfzig- dann hundertfacher Vergrösserung. Erst während dieser Kontrolle wurden die Farben der verschiedenen Nerven eingetragen; rot bei den Nerven, die in der Muskulatur lagen, schwarz bei den Nerven im Peritoneum. Das Nähere betreffs der Details auf Figur II vergl. Figurenerklärung.

Schon bei geringerer Vergrösserung (50—100 mal) gewahrt man hier die Peritonealnerven ihren Ursprung nehmen aus den Anastomosenschlingen, die die Interkostal- bezw. die Lumbalnerven miteinander bilden im Zwischenraum zwischen Mm. obl. abd. int. und transv. Von jeder beliebigen Stelle der Anastomosenschlinge können die Nerven ausgehen, in der Regel nehmen

aber die grösseren vom kaudalen Teile des Bogens ihren Ausgang. Sie dringen dann niemals in völlig gerader, sondern in ausgesprochen schräger Richtung durch die Muskulatur, oft indem sie Zickzack- oder Spirallinien beschreiben. Sind sie in das Peritoneum vorgedrungen, so verhalten sie sich am lateralen Rektusrande ganz so wie in den früheren Präparaten. D. h. sie zeigen oberhalb des Nabels beim M. rectus einen medial-kephalen Verlauf, in der Nabelgegend anfangs eine kephale und eine kaudale Ausstrahlung, um dann in medial-kephale Richtung abzubiegen; weiter unterhalb des Nabels ist eine kaudale oder kephale Hauptrichtung zu beobachten. Ein wenig mehr lateral vom Rektusrande zeigen die Nerven eine Tendenz einen mehr lateral gerichteten Verlauf zu nehmen. Im lateralen Teil der Bauchwand aber war die Anordnung der Nerven mehr verstreut und ihr Verlauf ohne bestimmte Ordnung.

Eine mikroskopische Untersuchung bei bedeutenderer Vergrösserung (150—350 fach) ergab, dass die Nerven bei ihrem Eintritt in das Peritoneum am lateralen Rektusrande aus zwei bis drei markhaltigen Nervenfasern bestanden, selten waren es mehr, und in den lateralen Partien der Bauchwand war es nur eine Faser, höchstens waren es zwei. In ihrem Verlaufe konnte man an mehreren Stellen, in medialen wie in lateralen Teilen der Bauchwand deutlich sehen, wie sie sich bei den Ranvierschen Einschnürungen teilten. Man konnte beobachten, wie nach der Verästelung eines Nervs die Anzahl der Nervenfasern in den Ästen grösser war, als sie vor der Verästelung im Nerven gewesen war (vergl. Textfig. 1). Während dieser Verästelungen nahm das Kaliber der Nerven fortwährend ab, ihre Markscheide wurde stets kleiner und mehr diskontinuierlich, bis schliesslich nur feine marklose Fasern mit hier und dort auftretenden spulenförmigen Anschwellungen zurückblieben

vergl. Textfig. 3). Bezüglich der Art und Weise wie die Nerven endeten, konnte ich auch hier bei diesem Präparate konstatieren, dass einzelne Fasern in kleinen ovalen Körperchen mit stärker gefärbter Centralpartie ihren Abschluss fanden; die grösste Mehrzahl der Fasern lief jedoch zuletzt in so feine marklose Nerven-



Textfigur 1.

Die Verzweigung eines Peritonealnerven. Die Figur giebt ein Bild aus dem Präparat von der Maus Nr. 6 (Fig. II bei a) wieder. Sie ist bei Anw. von Hartnack Mikr. Obj. 7, Ok. 3 (340facher Vergrösserung) gezeichnet. Der markhaltige Peritonealnerv verzweigt sich teils durch Auseinanderbiegen teils durch Teilung der Nervenfasern an den Ranvierschen Einschnürungen. Von einer der Nervenfasern entspringt an einer Ranv. Einschn. ein kurzes Seitenästchen, das sich wiederholt teilt und in kleinen birnenförmigen oder ovalen Anschwellungen zu enden scheint.



Textfig. 2.



Textfig. 3.

Textfigur 2. Die Endigungen eines Peritonealnerven. Die Figur giebt ein Bild aus dem Präparat von der Maus Nr. 6 (Figur II bei b) wieder. Sie ist bei Anwendung von Hartnack Mikr. Obj. 7 Ok. 3 (340fach. Vergr.) gezeichnet. Aus einem markhaltigen Peritonealnerven zweigen sich zwei Nerven ab. Der eine ist markhaltig, ganz kurz und zeigt an seinem Ende ein kleines ovales Endkörperchen mit stärker gefärbter Axialpartie; der andere, der an einer Ranv. Einschnür. entspringt, ist marklos, verästelt sich und zeigt kleine ovale Anschwellungen, in denen die Nervenästchen zu enden scheinen.

Textfigur 3. Die Endigungen eines Peritonealnerven. Präparat und Zeichnung wie in Textfigur 2. Einige aus einer markhaltigen Nervenfaser hervorgegangenen marklosen Nervenästchen, die kleine ovale Anschwellungen (Kerne) zeigen und in so feine Endästchen auslaufen, dass sie zuletzt nicht mehr verfolgt werden können.

fädchen aus, dass man sie mit Sicherheit nicht mehr weiter verfolgen konnte (siehe Textfig. 2). An einigen Stellen konnte ich beobachten, dass, wenn die feinen Nervenfasern die Epitheloberfläche beinahe ganz erreicht hatten, sie ausserdem in ungemein feine Fäserchen auseinanderfielen, die an mehreren Stellen kleine ovale oder birnenförmige oder auch knopfförmige Anschwellungen aufwiesen (vergl. Textfig. 1 und 2).

Maus Nr. 7.

Behandlungsmethode Nr. IV. Essigsäurelösung ungefähr $^1/_2$ % 24 Stunden. Überosmiumsäurelösung $^1/_2$: 1000 20 Minuten; Essigsäurelösung $^1/_4$ % 2 Stunden; Aufbewahrung in Glyzerin.

Bei diesem Präparat wurde sowohl der mediale Teil von der Bauchwand wie auch die damit zusammenhängende Brustwand und das Diaphragma unter Arbeit genommen. Im Epigastrium waren ja durch die früheren Untersuchungsmethoden so wenig Peritonealnerven sichtbar geworden; und da nach den Angaben der gängigen anatomischen Lehrbücher dieses Gebiet des Peritoneum vom Phrenicus mit Nerven versehen werden sollte, mussten natürlich die Brustwand und die angrenzenden Teile des Diaphragmas auch untersucht werden.

Bei Betrachtung unter der Lupe (6- und 10 facher Vergrösserung) und unter dem Mikroskop (60—100- und 150 facher Vergrösserung) wurde der Verlauf der Interkostalnerven und ihrer Anastomosenschlingen in der Bauchwand so befunden, wie es zuvor beschrieben worden ist (siehe Figur I). Auch in der Brustwand konnte man nun ähnliche Anastomosenschlingen zwischen den Interkostalnerven und ihren Ästen wahrnehmen. Allerdings waren diese Anastomosenschlingen meistens auf die Interstitien zwischen je zwei Rippen beschränkt, oft jedoch sandten sie auch Verbindungszweige quer über eine Rippe nach dem angrenzenden Interstitium. Dies war der Fall im dorsalen Teile und besonders im

ventralen Teile der Brustwand, am oder im M. transv. thoracis, wo diese Queranastomosen eine kontinuierliche kephalo-kaudal verlaufende Serie bildeten (siehe Figur III). Diese setzte sich fort bis hinab zum Diaphragma und schien sich unter diesem einzubohren. Die Osmiumsäurelösung hatte jedoch hier nicht einzudringen vermocht und die Nervenzweige waren infolgedessen hier nicht weiter zu verfolgen. Als ich aber nun die Bauchwand untersuchte, fand ich, dass die für den medialen Teil des M. transv. bestimmten Nerven eine ähnliche kontinuierliche Serie bildeten, die sich vom Diaphragma über die Interkostal- und Lumbalnerven bis hinab zum kaudalen Teil der Bauchwand erstreckten. Verfolgte man die Serie nach oben hin, so sah man sie, stets schmäler werdend, in das Diaphragma eingehen und zwar von der kaudalen Seite gerade wie die unterste Anastomosenschlinge in der Brustwand von der kephalen Seite eingedrungen war und zwar in der Richtung, dass, wenn man sich sie ausgezogen dachte, sie mit jener zusammentreffen musste. Der Teil des Diaphragmas, der von den Anastomosenschlingen berührt wurde, war die Grenzpartie zwischen Pars sternalis und Pars costalis. Das Verhältnis war auf der rechten und linken Seite ganz dasselbe. Phrenicusfasern aber waren hier jedoch nicht wahrzunehmen. Nicht einmal in der Bauchwand unterhalb dieses Teiles des Diaphragmas, wo doch andere Nerven, die vom 7. Interkostalnerven und seinen Ästen ausgehenden, sich in deutlicher Färbung abhoben, konnten Phrenicusfasern entdeckt werden. Ebenfalls wurde im Anschlusse an Vasa epig. sup. kein Nerv beobachtet, der seinen Weg in das Peritoneum der Bauchwand genommen hätte. Ich untersuchte nun die ganze Reihe der Transversus-Anastomosenschlingen in der Bauchwand und fand, dass von diesen, von der obersten Schlinge im Epigastrium angefangen bis hinunter zur untersten von

Nerven für M. obl. abd. ext.

Nerven für Mm. obl. abd. int. u. transv.

Peritonealnerven

Kranial

den Lumbalnerven ausgehenden, sich zahlreiche Peritonealnerven abzweigten. Sie verliefen im oberen Teil der Bauchwand medial-kephal, in der Nabelgegend strahlten sie nach verschiedenen Richtungen hin aus, um unterhalb des Nabels eine kephale Richtung einzuschlagen. Aber neben diesen von den Transversus-Anastomosenschlingen ausgehenden Peritonealnerven sah man im unteren Teile der Bauchwand dort, wo der M. transversus vor dem M. rectus passierte, sich grosse und deutliche Peritonealnerven von den für den M. rectus bestimmten Nerven abzweigen. Bei bedeutenderen Vergrösserungen (150—350 fach) konnten viele von diesen Peritonealnerven verfolgt werden bis dicht unter das Peritonealepithel oder bis zwischen seine Zellen, wo sie dann jedoch bald aufhörten.

Bei Untersuchung dieses Präparates wurde mit Hilfe von Mayers Präparierstativ + Zeiss' aplan. Lupe Nr. 9 (kaum sechsfache Vergrösserung) + Abbés Camera eine Zeichnung über die Nervenverteilung im medialen Teile der Brust- und Bauchwand angefertigt. Diese Grundzeichnung wurde darauf bei der mikroskopischen Untersuchung des Präparates kontrolliert und hierbei wurde jede Nervenfaser und insbesondere jede Nervenverbindung einer genauen Prüfung unterzogen, ehe sie auf der Grundzeichnung mit Farbe angelegt wurde. Zu gleicher Zeit wurden dann auch die Peritonealnerven eingetragen. Die Zeichnung ist hier als Figur III beigefügt. Auf dieser sind hier in der Bauchwand nur die grösseren Interkostal- und Lumbalnerven sowie die Anastomosenschlingen wiedergegeben, die die für den M. transversus und das Peritoneum bestimmten Nervenzweige abgeben.

Ich begann nun meine Untersuchungen auf das Diaphragma zu richten. Dieses wurde so vollständig wie möglich ausgeschnitten und wurde in der gewohnten Weise für die mikroskopische Untersuchung plaziert. Der rechte N. phrenicus teilte

sich in einen ventralen und einen dorsalen Ast, von denen der letztere bald in einen medialen (hinteren) und einen lateralen auseinanderfiel; ebenso tat der linke Phrenicus. Die Nerven drangen darauf in das Diaphragma ein, worin die ventralen und lateralen Zweige einen bogenförmigen mit der Wölbung der Brustwand ziemlich parallelen Verlauf zeigten und eine Menge von kleinen Zweigen entsandten, die fast alle von der nach der Brustwand zu liegenden Seite der Nerven ausstrahlten. Da diese kleinen Zweige sich zu wiederholten Malen teilten und miteinander verbanden, so entstand hier eine sehr schöne bogenförmige Reihe von Anastomosenschlingen und Nervennetzen, die sich ganz von dem am meisten dorsal belegenen Teile der Pars costalis diaphragmatis und bis in die Pars sternalis hinein erstreckten, ohne jedoch mit denen der anderen Seite zu anastomosieren. Von diesen Anastomosen- und Netzbildungen zweigten sich schliesslich eine Menge von feinen Nervenfasern für die einzelnen Muskelfasern etc. im Diaphragma ab. Alle diese Anastomosenschlingen verfolgte und untersuchte ich unter dem Mikroskop und gleichfalls die grösseren der davon ausgehenden kleinen Zweige. Der Kontrolle wegen wurde während der Arbeit auch hiervon eine Zeichnung angefertigt. Wohl wurden dabei kleine Zweige gefunden, die auf der Peritonealfläche des Diaphragmas auftauchten, doch waren sie niemals so gross, dass sie über das Gebiet des Diaphragmas hinaus und in die Bauchwand hätten dringen können.

Maus Nr. 8.

Behandlungsmethode Nr. IV. Essigsäurelösung ca. 1 % 16 Stunden; Überosmiumsäurelösung ca. $^1/_2$: 1000 3 Stunden; Abspülung mit schwach essigsaurem Wasser; Aufbewahrung in Glyzerin.

Dieses Präparat, das Brust- und Bauchwand samt deren lateralen Teilen bis zum M. erector spinae um-

fasste, hatte ich einer stärkeren Essigsäurebehandlung und einer längeren Behandlung mit einer schwächeren Osmiumlösung unterworfen, um wenn möglich die Anastomosenschlingen zwischen den Interkostalnerven in der Brust- und denen in der Bauchwand besser gefärbt zu erhalten und um wenn möglich die Peritonealnerven deutlicher hervortreten zu lassen. Das erstere missglückte jedoch. Freilich konnte ich die in Frage stehende Anastomosenschlinge in der Bauchwand beobachten und sie bis zum Diaphragmaursprung verfolgen, die Nerven in der Brustwand aber oberhalb des Diaphragmas waren ganz verborgen im Fett.

Mehr Glück hatte ich mit den Peritonealnerven. Im medialen Teile der Bauchwand konnte ich ihren zuvor bereits beobachteten Verlauf konstatieren. In ihrem lateralen Teile bis in die Gegend des M. erector spinae wurde eine beträchtliche Menge ziemlich langer Peritonealnerven beobachtet. Im Vergleich zu den Nerven im medialen Teile des Peritoneum war ihre Anzahl und ihr Kaliber jedoch geringer. Wie in den medialen Partien gingen sie von Interkostal- resp. Lumbalanastomosenschlingen aus und strahlten nach dem Durchbruche der Transversusmuskulatur nach verschiedenen Richtungen hin aus, vor allem parallel oder rechtwinkelig zu den Transversusfibern.

Maus Nr. 9.

Behandlungsmethode Nr. IV. Essigsäurelösung ca. $^2/_3$ %, 26 Stunden; Überosmiumsäurelösung $^1/_2$: 1000 40 Minuten; Abspülung in schwacher Essigsäurelösung, dann Aufbewahrung in Glyzerin.

Auch dieses Präparat umfasste Brust- und Bauchwand bis zum M. erector spinae sowie ausserdem das Diaphragma; auch dieses Präparat hatte ich einer stärkeren Essigsäure- und Überosmiumsäurebehandlung unterworfen, um so die

mehrfach erwähnte Anastomosenschlinge, die Peritonealnerven wie auch die Phrenicusfasern deutlicher hervortreten zu lassen.

Was die Anastomosenschlinge betrifft, so konnte ich auch hier verfolgen wie die Reihe von Anastomosen im M. transversus thoracis bis hinab zum Diaphragma verlief und zwar bis zu einer Stelle, die gerade der gegenüber lag, wo die oberste der Anastomosenschlingen im M. transv. abd. in das Diaphragma eindrang; doch auch hier war es nicht möglich einen Zusammenhang zu entdecken wegen des darüber gelagerten Fettes. Die Peritonealnerven traten besonders deutlich hervor nicht nur im medialen, sondern auch im lateralen Teile der Bauchwand und stimmten, was Ursprung, Verteilung und Verlauf etc. anbetraf, mit den vorhergehenden Präparaten in der Hauptsache überein. Was das Diaphragma angeht, so teilte sich an der Pleuraoberfläche der N. phrenicus zuerst in einen dorsalen und einen ventralen Ast, dann gab der dorsale einen lateralen und einen medialen (— hinteren) Zweig ab, ganz in derselben Weise für die rechte und linke Hälfte des Diaphragmas. Die schönen anastomosierenden Nervenschlingen und Nervennetze im Diaphragma veranschaulicht Figur V [1]). Die genauere Beschreibung des N. phrenicus und seines Verhaltens zu den Interkostalnerven, zu dem N. sympathicus u. a. wird vorläufig beiseite gelassen. Für unsere Zwecke ist es genügend darauf hinzuweisen wie der Phrenicus im Diaphragma bereits in so feine Zweige auseinander fällt, und dass diese so vollständig verteilt werden auf dessen eigene Substanz, Muskulatur, Serosabekleidung u. s. w., dass für die Bauchwand keine Zweige übrig bleiben.

Wenn wir alle diese Befunde zusammenstellen, die wir durch die vitale Methylenblau-Methode und die Essigsäure-

[1]) Um die Reproduktion zu erleichtern sind die Partes lumbales diaphragmatis auf der Zeichnung fortgelassen worden.

Osmium-Methode gewonnen haben, können wir uns eine vollständige und vielfach kontrollierte Vorstellung über die Peritonealinnervation bilden. Und wenn wir diese Befunde mit den durch die Sihlersche Methode gewonnenen auf der Figur I zusammenstellen, werden wir ein Gesamtbild der Peritoneal- und der Muskelinnervation der Bauchwand haben. Die Präparate zeigen uns jedoch, dass die Innervation des Peritoneum und diejenige der Muskulatur der Bauchwand natürlicherweise ziemlich grossen Variationen unterliegen, und dass es deshalb ein grosser Vorteil wäre, wenn wir die gesamte Innervation (des Peritoneum und der Muskulatur) in einem Präparate sehen und sie in eine Zeichnung eintragen könnten. Die vitale Methylenblaumethode eignet sich dazu nicht, da die tiefen Muskelnerven nicht überall gefärbt werden; die Osmiummethode auch nicht, da die Gewebe der Bauchwand hier und da zu stark osmiert werden. Während der Vorbereitung für die Färbung nach Sihler wurde aber, wie wir uns erinnern, das Präparat durch die Essigsäure-Glyzerin-Mischung sehr gut aufgehellt, und deshalb versuchte ich durch solch eine (Essigsäure-Glyzerin) Behandlung, die ich eine längere Zeit fortwähren liess, ein Übersichtspräparat zu gewinnen. Dass dies auch gelungen ist, geht aus folgendem hervor.

Maus Nr. 10.

Untersuchungsmethode: Nr. II. In der Sihlerschen Mazerationsflüssigkeit blieb das Präparat 6 Wochen liegen. In Glyzerin 1 Jahr.

In diesem Präparat wurden die ganze (linke) Bauchwand und die damit zusammenhängende Brustwand in Arbeit genommen. Wie gewöhnlich wurde eine Grundzeichnung bei Anwendung von Mayers Präparierstativ + Zeiss' aplanat. Lupe Nr. 9 (= 6 à 7 fach. Vergröss.) + Abbés Zeichenapparat gemacht und nachher wurde diese Skizze unter Mikroskop (Hartnack) Obj. 2 u. 4, Okul. 1,3 u. 4 kontrolliert und

komplettiert. Hierbei wurden die verschiedenen Nerven durch besondere Farben markiert, die Hautnerven grün, die Externusnerven grün und rot, die übrigen Muskelnerven rot, die Peritonealnerven schwarz. Diese Zeichnung ist schon in den Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft auf der 18. Versammlung in Jena veröffentlicht, und ich verweise deshalb darauf.

In diesem Präparat kann man jetzt alle Nerven, Muskelnerven und Peritonealnerven, durch die ganze **Bauchwand** hindurch verfolgen. — Die Nerven des M. obl. abd. ext. zweigen sich mit den Rami (cutanei) perforantes laterales von den Interkostalnerven ab, treten in den Zwischenraum zwischen Mm. obl. abd. int. u. ext. ein und senden diesem Muskel (= obl. abd. ext.) und seiner Inscriptio tendinea, und zuletzt der Haut Nerven zu. Den stark kaudal gerichteten Verlauf, den die Externusnerven auf der Figur I (Maus Nr. 1) gezeigt haben, findet man auch hier. — Die Nerven der Mm. obl. abd. int. und transv. verlaufen in dem Zwischenraum zwischen diesen Muskeln unter ähnlichen Anastomosenbildungen als wir auf Figur I (Maus Nr. 1) gesehen haben. Vor allem kann man sehen, dass die Nerven, die für M. internus und die für M. transversus bestimmt sind, oft besondere Anastomosenbogen bilden und dass die Peritonealnerven gewöhnlich aus denselben Anastomosenbogen entspringen, wovon die Nerven des M. transversus sich abzweigen.

Besonders deutlich ist dies in der Spezialskizze Figur IV zu sehen, welche einen Teil des Präparates, die Gegend am lateralen Rand des M. rectus ein wenig kaudal vom Nabel wiedergibt. Aus einer Anastomosenschlinge (Anst. tr.) zwischen zwei Interkostalnerven (Thn 11 u. 12), die eine grosse Menge für M. transv. bestimmter Nerven abgegeben hat (t), geht ein Peritonealnerv (Prtn.) hervor. In schräger Rich-

tung dringt er durch die Transversusmuskulatur ins Peritoneum hinein. Hier zerfällt er teils durch Auseinanderweichen, teils durch Teilung der Nervenfasern in immer kleinere Nervenzweige, die sodann in einfache Fasern sich auflösen, welche zuletzt durch wiederholte Teilungen in noch feinere Fäserchen sich verästeln. Die büschelähnlichen Gruppen von Nervenfädchen, die dadurch entstehen, nehmen grösstenteils eine medial-kephale Richtung ein, die um so auffallender ist, da die grossen Interkostalnerven hier eine starke Kaudal-deviation zeigen. Diejenigen Peritonealnerven aber, die etwas mehr lateral vom Rektusrand hervortreten, zeigen einen mehr lateral gerichteten Verlauf, und diejenigen Nerven, die ein wenig weiter kaudal vom Nabel eintreten, zeigen zuerst eine kaudale Richtung, die zuletzt in eine mediale oder eine laterale umbiegt.

Wenn wir die übrige vordere Bauchwand am lateralen Rektusrand oberhalb des Nabels ansehen, finden wir ähnliche medial-kephale Richtungen der Peritonealnerven, die wir in den vorigen Präparaten gesehen haben. Und gleichfalls halten diejenigen Nerven, die weiter unterhalb des Nabels eintreten, einen stark kephal gerichteten Verlauf ein und zweigen sich hier von den für M. rectus bestimmten Nerven ab.

Andere Gebiete des Peritoneum, die mehr lateral vom Rektusrand gelegen sind, zeigen ganz andere Richtungen des Nervenverlaufes. Am gewöhnlichsten sind die Peritonealnerven doch mit den Transversus-Muskelfasern im rechten Winkel oder parallel gerichtet. Auch hier zweigen sich die Peritonealnerven aus den Anastomosenschlingen zwischen den Interkostalnerven bezw. den Lumbalnerven ab.

Wenn man die Bauchwand bei stärkeren Vergrösserungen (150—350fach) untersucht, ergiebt es sich, dass die Peritonealnerven beim Eintritt ins Peritoneum nur aus 2—3, höchstens 4 markhaltigen Nervenfasern, oft nur aus einer Faser bestehen, dass nach den wiederholten Teilungen die Markhülle der Nerven allmählich aufhört und dass schliesslich äusserst feine Fädchen übrig bleiben, die von einer dünnen sehr kernreichen Schwannschen-Scheide (Neurilemma) umgeben sind. Die feinen Fädchen können weite Strecken verfolgt werden; anfangs werden sie stellenweise durch Wiederauftreten des Myelins wieder doppelt konturiert oder zeigen spulenförmige oder kugelförmige matt graublau schillernde Anschwellungen; zuletzt hört das Myelin vollständig auf und die feinen Fädchen bleiben nur von der Schwannschen durch ihre klar glänzenden Kerne markierten Scheide umgeben. Indessen haben sich die Nervenfädchen so weit der Peritonealoberfläche genähert, dass sie unmittelbar unter den Epithelzellen verlaufen. Jetzt kann man hier und da äusserst feine Fädchen etwas undeutlich durchschimmern sehen, die von den Nervenfädchen ausgehend zwischen die Epithelzellen (wenigstens in deren Niveau) ihren Verlauf nehmen. Stellenweise zeigen sie kleine spulenförmige Anschwellungen und hören plötzlich auf oder können nicht weiter verfolgt werden.

Wenn man sodann die **Brustwand**, die Sternalgegend, untersucht, findet man, dass die Interkostalnerven im ventralen Teil der Interstitien sich in zwei Äste teilen: der eine setzt sich ventralwärts fort und endigt als ein Ramus cutaneus anterior; der andere biegt kaudalwärts um und vereinigt sich mit je einem kaudal-benachbarten folgenden Interkostalnervenast, wodurch die am M. transv. thoracis verlaufende und diesen innervirende Anastomosenschlinge zustande kommt, die wir vorher bei Maus Nr. 7

(Figur III) und Maus Nr. 9 gesehen haben. Im Präparate von Maus Nr. 10 gelingt es auch zu beobachten, dass diese Anastomosenschlinge der Brustwand mit denen der Bauchwand zusammenhängt, dass die Verbindungsschlinge das Diaphragma entsprechend der Grenze zwischen Pars sternalis und Pars costalis durchbohrt und dass sie in der Epigastriumgegend der Bauchwand feine Peritonealnerven abgiebt. Dies ist sowohl rechts als links von der Mittellinie ersichtlich.

Obschon die Peritonealnerven in der soeben beschriebenen Zeichnung sehr zahlreich sind, kann ich doch nicht behaupten, dass sie ganz vollständig eingetragen sind. Mehrere Nerven hörten plötzlich auf und in geringer Entfernung davon konnte man oft ein kleines nervenähnliches Gebilde sehen, das wahrscheinlich die Fortsetzung des Nerven war. Dieses aber habe ich nicht in die Zeichnung eingetragen. Auch diejenigen Nerven, die nur ganz kurz und mithin nur etwas unsicher verfolgt werden könnten, sind der Sicherheit wegen weggelassen.

Ausser den bisher beschriebenen giebt es im Peritoneum noch eine grosse Menge anderer Nerven, die Gefässnerven. In den nach der vitalen Methylenblau-Methode behandelten Präparaten sind sie am besten zu sehen, nicht selten aber kann man sie auch in den mit Essigsäure behandelten ziemlich deutlich wahrnehmen. Öfters begleiten sie die Gefässe (die Aa. epigastr., intercost., Ram. asc. art. circ. il. prof. etc.) ins Peritoneum herein. Manchmal aber kann man beobachten, dass sie nebst den Peritonealnerven durch den M. transv. hindurchtreten und nachher im peritonealen Gewebe in der Richtung auf ihre Gefässe zu abweichen. Sodann laufen sie unter endlosen Netzbildungen diese letzteren entlang. — Alle diese Gefässnerven habe ich auf den hier beigegebenen Tafeln weggelassen.

Kurze Zusammenfassung

der wichtigsten Befunde, die sich aus den Untersuchungen über die Peritonealinnervation bei Mäusen ergeben haben.

Die Peritonealnerven des lateralen und des vorderen (ventralen) Teiles der Bauchwand zweigen sich von den Anastomosenschlingen der Abdominaläste der Interkostal- bezw. Lumbalnerven ab.

Meistenteils gehen sie aus denselben Anastomosenschlingen, die den M. transv. abd. innervieren, hervor; nur im kaudalen Teil der Bauchwand am lateralen Rand des M. rectus werden sie samt den für diesen Muskel bestimmten Nerven abgegeben.

Die Nerven des lateralen Anteiles der Bauchwand, die verhältnismässig kleineren Kalibers und weniger lang sind, zeigen eine nicht genauer zu bestimmende Verteilung und einen mehr variablen Verlauf, der doch in der Regel rechtwinklig zu oder parallel mit der Fiberrichtung des M. transv. ist.

Die Nerven des vorderen (ventralen) Anteiles treten am lateralen Rand des M. rectus in das Peritoneum empor und verzweigen sich hier teils in meistens medial-kephal gerichtete Verästelungen, die im kaudalen Teil der Bauchwand dem M. rectus noch mehr längsgerichtet sind, Richtungen, die mit dem Wachstum und der Dehnung der Bauchwandmuskulatur (besonders des M. rectus) in Zusammenhang zu stehen scheinen.

Die Nerven des Peritoneum sind nie sehr gross; meistens sind sie nur aus höchstens 2 und 3 Nervenfasern zusammengesetzt und können deswegen, wenn auch gefärbt, erst bei etwa 25 facher Vergrösserung gut unterschieden werden.

Nach wiederholten Teilungen der anfangs markhaltigen Nervenfasern, lösen sie sich schliesslich in äusserst feine marklose Fäserchen auf, die teils in kleinen Endkörperchen, teils (die meisten) frei zu endigen scheinen.

Vom N. phrenicus werden keine Nerven für das Peritoneum der vorderen Bauchwand abgegeben.

II. Abteilung.

Mensch.

Nachdem ich mir durch die soeben beschriebenen, an Tieren ausgeführten Vorstudien eine Übersicht über die Nervenverteilung in der Bauchwandmuskulatur und über den Ursprung der Peritonealnerven, über ihre Eintrittsstellen ins Peritoneum, ihre Verbreitung und über ihren Verlauf, zum Teil auch über ihre Endigungen im Peritoneum verschafft hatte, und ausserdem die nötigen Untersuchungen über die Verbreitung des Phrenicus im Diaphragma und sein Verhalten zur Innervation des Peritoneum der vorderen Bauchwand erledigt hatte, ging ich zum Menschen über. Die ersten Versuche hier die Peritonealinnervation zu eruieren, stellte ich an Präparaten von Erwachsenen an. Diese gaben mir freilich Resultate, die mit den vorher gemachten Befunden übereinstimmten. Die Präparate waren jedoch zu gross und sehr mühsam zu bearbeiten und die Skizzen darüber zu verwickelt, um klare Übersichten zu ergeben. Ich werde deswegen diese Präparate nur kurz erwähnen und die Skizzen unberücksichtigt lassen.

Präparat Nr. 1. Erwachsener.

Dies Präparat umfasste die tiefe Muskulatur (M. transv. u. rect.) der Bauchwand samt dem Bauchfellüberzuge. Es war vorher eine Zeit lang (fast 1 Jahr) in Spirit. dilut. aufbewahrt worden; wurde jetzt unter Wasser bei 6—10 facher Lupenvergrösserung präpariert. Die Verteilung der Interkostalnerven im tieferen Teil der Bauchwand wurde in der Gegend zwischen dem Rippenbogen und dem Nabel studiert. Sowohl die auf der Oberfläche des M. transv. sichtbaren Abdominaläste der Interkostalnerven

als die mindestens ebenso zahlreichen in seiner Muskulatur verlaufenden geben fort und fort Äste verschiedener Grösse ab, die sich wiederholt verzweigen und sich miteinander häufig intramuskulär verbinden. Da diese Äste in verschiedenen Richtungen verlaufen, so folgt daraus, dass auch die durch die Verbindungen entstandenen Netze in sehr verschiedener Tiefe gebildet werden, und da diese einander kreuzenden Netze oft übereinander geschoben sind, wird ihre Verfolgung sehr schwer. Dass die Ermittelung der Peritonealnerven sich unter solchen Umständen äusserst unsicher, jedenfalls sehr unvollständig gestalten muss, versteht sich von selbst. Deshalb verzichte ich darauf die ermittelten Eintrittsstellen der Peritonealnerven zu beschreiben. — Die Innervation des M. rectus wurde auch untersucht. Da aber die Befunde mit denen des Präparates Nr. 5, Figur VII übereinstimmten, verweise ich auf dieses.

Präparat Nr. 2. Erwachsener.

Dies Präparat umfasste den Bauchfellüberzug der vorderen Bauchwand vom Epigastrium bis zum Nabel samt dem ventralen Anteil des Diaphragmas. Essigsäure-Osmium-Behandlung (24 Stunden + 1 Stunde) nach Methode IV. Einzelne medialkephal gerichtete Peritonealnerven hinter dem M. rectus. Keine aus dem Diaphragma in die Bauchwand hereintretenden Nervenfasern!

Präparat Nr. 3. Erwachsener.

Die ventralen Anteile der Partes costales diaphragmatis, vorher eine Zeit lang in der Sihlerschen Mazerationsflüssigkeit gelegen. Präparation: unter Wasser. Der rechte N. phrenicus: An der Spalte zwischen Pars costalis und Pars sternalis

schon an die untere Diaphragmafläche getreten, scheint er keine Fasern an das Peritoneum der Bauchwand abzugeben. Der linke N. phrenicus löst sich schon ein paar Centimeter vom medialen Rande des Costalteiles in sehr feine Zweigchen auf, die schwerlich die Bauchwand erreichen können.

Ich sammelte jetzt menschliche Föten verschiedener Altersstufen und behandelte sie nach verschiedenen Methoden. Einige dieser, die am meisten gelungen und am vollständigsten bearbeitet worden sind, wähle ich für die Beschreibung aus.

Präparat Nr. 4. Fötus. Länge 45 cm.

Untersuchungsmethode Nr. I und III. Mazeration durch die Sihlersche Mazerationsflüssigkeit 24 Tage. Nach der Präparation Färbung durch die Sihlersche Färbeflüssigkeit 24 Stunden; nachher Aufbewahrung in Glyzerin. — Das Präparat umfasste die rechte Bauchwand samt dem Rippenbogen und dem Lig. inguinale (Poup). Es war an Glasrahmen angenäht; die Haut und die Mm. obl. abd. ext, und int. und M. rectus waren entfernt worden.

Während des Präparierens wurden zuerst die in die Bauchwand eintretenden Interkostal- und Lumbalnerven freigelegt. Sie bildeten nicht, wie bei Mäusen, einzelne zusammengedrängte Nervenstämme, sondern Gruppen von Nerven, die sehr stark auseinander gezerrt waren. Wenn diese Gruppen in die Bauchwand eintraten, sandten sie Verbindungsfäden einander zu, wodurch nicht nur die schon makroskopisch wahrnehmbaren auf der Oberfläche des M. transversus gelegenen Anastomosenschlingen, sondern auch jene soeben erwähnten feinen nur mit Lupe unterscheidbaren Schlingen und Netzverbindungen in der Substanz des Muskels zu stande kamen. Vor allem untersuchte ich sorgfältig diese letzteren und die daraus hervorgehenden Nervenäste, wobei es sich erwies, dass neben den Ästen, die in der Muskulatur endigten, mehrere andere solche

aus den Anastomosenschlingen bis ins Peritoneum oder wenigstens in das subseröse Gewebe verfolgt werden konnten.

Gleich wie bei Mäusen waren die meisten und grössten Peritonealnervenäste in der Nähe des lateralen Randes des M. rectus zu finden, und hier wurden sie die ganze Bauchwand entlang angetroffen. Auch im lateralen Teil der Bauchwand wurden einige solche gefunden. — Hierdurch war der nächste Zweck dieser Untersuchung — die Ermittelung der Herkunft der Peritonealnerven — erreicht.

Um das Verhalten der Nerven im Peritoneum oder im subserösen Gewebe besser eruieren zu können, färbte ich sodann das Präparat in Sihlerscher Färbflüssigkeit. Die Nerven liessen sich jetzt, da sie immer tiefer ins Peritoneum hineindrangen, etwas besser verfolgen. Sie teilten sich wiederholt, und die Ästchen gingen oft miteinander netzförmige Verbindungen ein.

Sehr weit aber konnte ich die Untersuchung der Nerven im Peritoneum nicht fortsetzen. Denn teils die grosse Tiefe, worin man nach der Verfolgung der Nerven durch den mächtigen M. transversus arbeiten musste, teils die grosse Menge anderer Gebilde, vor allem der ungeheuer reichlichen (Blut- und Lymph-) Gefässe, erschwerten die Weiterverfolgung der Nerven sehr. Ausserdem hatte sich eine andere Schwierigkeit während des Präparierens herausgestellt. Wenn die Bindegewebs- und Muskel-Fasern nicht genügend gelockert waren, wurde die Kontinuität der feinfaserigen intramuskulären Nervennetze bei den Dehnungen leicht zerstört, und wenn der Zusammenhang erst einmal gelöst war, fiel alles in ein Gewirr zusammen, und die Untersuchung musste an dieser Stelle abgebrochen werden. Deswegen musste ich, um eine vollständigere Übersicht über die Eintrittsstellen und den Verlauf der Peritonealnerven zu gewinnen, ein derartiges Präparat haben, worin man unbeschadet

der Kontinuität der Nerven die Muskulatur leichter entfernen konnte. Zweckmässiger als andere versuchte Mazerationsmethoden bewährte sich das Verfahren, wonach das folgende Präparat Nr. 5, behandelt worden ist.

Präparat Nr. 5.

Ausgetragenes Kind. Länge 57 cm.

Untersuchungsmethode Nr. I. Die rechte Bauchwand war unter Mitnahme des unteren Thoraxrandes und der Crista iliaca und des Lig. inguinale (Pouparti) und des oberen Randes des Os pubis aus der Leiche entfernt und an einen Glasrahmen angenäht worden. Das Präparat war sodann sehr lange Zeit (in allem ca. 5 Monate) durch die Sihlersche Mazerationsflüssigkeit behandelt und nachher während noch längerer Zeit (ca. anderthalb Jahr) durch Glyzerin aufgehellt worden. Durch diese Behandlung waren die Muskelfasern so gelockert, dass sie leicht zerdrückbar und ausserdem infolge der Aufhellung ziemlich durchsichtig waren; die Nerven aber behielten eine zähere Konsistenz bei und nahmen im Wasser eine sehr grell-weisse Farbe an. Unter Leitung der Skizzen über die Innervation der Bauchwand bei Mäusen und bei Menschen, die ich mir vordem entworfen hatte, und bei Benutzung von 3- bis 6 facher Lupen-Vergrösserung, versuchte ich jetzt in möglichst genauer Weise die Interkostal- und Lumbalnerven und ihre grösseren Verbindungen und die daraus entpringenden Peritonealnerven zu präparieren. Besonders versuchte ich die Eintrittstellen der Peritonealnerven festzustellen und sie in einer Skizze zu markieren. (Siehe Fig. VII). Zur Herstellung dieser Zeichnungen war die Abbésche Camera nicht geeignet. Anstatt deren benutzte ich hier das Verfahren das Präparat direkt auf einer Glasplatte zu kopieren, nachdem die Mm. obl. ext. und int. und die vordere Rectusscheide entfernt worden waren. In diese exakte naturgrosse Kopiezeichnung konnte ich nachher die Nerven und die übrigen Details sehr genau, wenn nötig mit dem Zirkel einpassen, je nachdem sie unter der Lupe bei 6- bis 10 facher Vergrösserung hervorpräpariert wurden. So ist die Figur VII zu stande gekommen. Hinsichtlich der Bezeichnungen siehe die betreffende Figurenerklärung!

Wenn man das Präparat oder die Zeichnung (Figur VII) genauer ansieht, findet man:

dass die betreffenden sechs unteren Thorakal- (Interkostal-) Nerven in der Nähe vom dorsalen Rande des M. obl. abd. ext. die Rami perforantes laterales und in Zusammenhang damit die Nerven dieses Muskels abgeben.

Genauer präzisiert tritt der Ramus perf. lat. des 7. Interkostalnerven ein wenig hinter dem hinteren (dorsalen) Rand des M. obl. ext. hervor; und die Fasern seines vorderen Astes, die den M. obl. ext. innervieren, verlaufen zuerst eine Strecke weit auf der Oberfläche des Muskels, ehe sie sich in ihn einsenken.

Die lateralen Perforanten der übrigen 8.—12. Interkostalnerven brechen durch den hinteren (dorsalen) Teil des M. obl. ext. je mehr kaudalwärts um so weiter vom hinteren (dorsalen) Rande hindurch, und die Fasern ihrer vorderen Äste, die für den M. obl. ext. bestimmt sind, dringen unmittelbar bei dem Durchbruche des Muskels in diesen hinein.

Jene Nervenzweige, die „die 5 unteren Interkostalnerven, während diese zwischen dem M. obl. int. und M. transv. verlaufen“ an den M. obl. ext. nach einigen Anatomen abgeben sollten, habe ich trotz sorgfältiger Präparation, nicht finden können. Nur falls die Rami perforant. lat. so spät von den Interkostalnerven abgehen, dass diese schon zwischen den Mm. transv. und obl. int. verlaufen, kann man die Nervi des M. obl. abd. ext. von jenem Zwischenraum kommen sehen; dieses ist aber nur mit den beiden letzten Perf. lat. der Fall!

Bei den Untersuchungen über die Innervation des M. obl. abd. ext., die ich mehrmals vorgenommen habe, sind im ganzen dieselben Resultate gezeitigt worden. Das Verhalten der Rami perf. lat. der N. intercost. 8 und 9 ist doch derartig variierend, dass auch sie oft hinter dem dorsalen Rande des M. obl. emporkommen, weshalb auch ihre Nerven für M. obl. anfangs oft auf der Oberfläche des Muskels verlaufen.

Wenn man so die Prüfung der Interkostalnerven von den Durchtrittsstellen der Perforantes laterales medialwärts fortsetzt, findet man:

dass sie bald danach oder in der Nähe von der Knorpel-Knochen-Grenze der Rippen in eine grosse Menge von Ästen zerfallen, die nachher unter dem Rippenbogen sehr stark auseinander gezerrt in der Bauchwand hervortreten und teils an der Oberfläche (in Fig. VII ausgezogen), teils in der Muskulatur des M. transversus (in Fig. VII punktiert) ihren Verlauf nehmen;

dass viele dieser Äste zahlreiche teils extra-, teils intramuskuläre Verbindungen oder Anastomosenschlingen miteinander eingehen, die sowohl schon am Rippen-


Rechte St. C-teil
Linke St.-C-teil

bogen als bis zur Linea semilunaris (Spigeli) sich vorfinden, die aber in der Mitte des Muskels am stärksten entwickelt sind und nicht nur die aus je einem Interkostalnerven hervorgegangenen Äste, sondern auch die aus benachbarten Interkostalnerven stammenden miteinander verbinden;

dass sich aus diesen Anastomosenschlingen Nervenzweige abspalten, die (von jenen Nerven abgesehen, die in den M. obl. abd. int. eindringen) unter reichlichen intramuskulären Netzbildungen[1]) die Muskelfasern des M. transv. versorgen;

dass von denselben Verbindungen sich auch Nerven für das Peritoneum abzweigen: Die grössten dieser letzteren (die ich bei sechsfacher Lupen-Vergrösserung gefunden habe) kommen aus denjenigen Schlingen hervor, die von Fasern zweier benachbarter Interkostalnervengruppen gebildet sind[2]), und ziehen sich zuerst als sehr feine, dem blossen Auge kaum wahrnehmbare Fäden eine Strecke weit an der Oberfläche oder in der oberflächlichen Schicht des M. transv. gelagert gegen die Linea semilunaris (Spigeli) hin; und wenn sie diese passiert haben, tauchen sie öfters sehr bald durch die Aponeurose und die Fascia des M. transv. (also in der Gegend der Nabelebene, wo die Linea Spigeli am meisten lateralwärts gebogen ist, schon lateral vom M. rectus, und je mehr kephal, um so mehr medial hinter demselben Muskel) ins peritoneale Gewebe hinab; bisweilen halten sie doch ihre Lage auf der Oberfläche der Aponeurose oder Fascia transv. ein, bis sie ziemlich weit medial

1) Von diesen ungeheuer zahlreichen intramuskulären Netzbildungen ist nur eine geringe Anzahl, besserer Übersichtlichkeit wegen, in die Skizze eingetragen.

2) In praktischer Hinsicht, um der regionären Anästhesierung willen, ist zu bemerken, dass diejenigen Interkostalnervenzweige, die sich miteinander verbinden, um die Peritonealnerven der Rektusgegend abzugeben, sich schon sehr früh von den Interkostalvervenstämmen abspalten: der kephale Verbindungszweig schon an der Rippenknorpel-Knochen-Grenze, der kaudale gewöhnlich ein wenig lateralwärts von der Linea semilunaris Spigeli.

von den Vasa epigastr. abgekommen sind. Andere Peritonealnerven dagegen dringen aus den Schlingen (auf der Oberfläche oder) in der Muskulatur des M. transv. ziemlich direkt ins Peritoneum herab. Meistens sind diese jedoch klein, dem blossen Auge gar nicht wahrnehmbar und schwer verfolgbar;

dass auch (von den Anastomosenschlingen unabhängig) noch andere Peritonealnerven von den kleinen Ästen der Interkostalnerven sich abspalten und ins Peritoneum hinter dem M. transv. oder dem Rektus eintreten; auch diese sind gewöhnlich klein und schwer verfolgbar.

Im Peritoneum verästeln sich die Nerven wiederholt und die Ästchen gehen manchmal Verbindungen miteinander ein; oft findet man, dass diese Nervenästchen nach einem weiteren oder kürzeren Verlauf plötzlich umbiegen und sodann in rekurrentem Bogen nach der Gegend ihres Ursprunges zurückkehren, wo sie in ihre Endzweigchen zerfallen. Da durch diese Verästelungen das Kaliber der Nerven immer mehr verkleinert wird, muss es demnach immer schwerer werden, sie von den anderen Peritonealgebilden (vor allem von den Gefässen) zu unterscheiden. Doch ist es mir gelungen, einige Peritonealnerven vom lateralen Rektusrand bis hinter den am meisten medial gelegenen Teil des M. rectus und bis in die oberflächlichste Schicht des Peritoneum zu verfolgen. — Der Verlauf der Peritonealnerven ist im allgemeinen medialwärts gerichtet, jedoch mit einer grösseren oder minderen kephalen Deviation, s. Figur VII. — Während des Präparierens habe ich einige lamellöse Nervenendkörperchen an der Aponeurose des M. transv. und im peritonealen Gewebe gefunden; sie sind der Kontrolle wegen mikroskopisch untersucht worden und die Fundstellen sind danach in der Zeichnung durch ein P markiert, rot wenn in der Apon., schwarz wenn im peritonealen Gewebe. Die paciniformen Körperchen, die ich im Peritoneum gefunden habe, zeigen ein etwas anderes Aussehen

als diejenigen, die sich an der Aponeurose vorfinden; während jene ein reichlich entwickeltes Lamellensystem und einen sehr schmalen Innenkolben hatten, waren in diesem die Lamellen spärlicher und der Innenkolben bedeutend mehr erweitert. Diese allgemeinen charakteristischen Merkmale der Körperchen sowie auch gewisse Lagebeziehungen der Körperchen stimmen völlig mit den Befunden überein, die mir andere Untersuchungsmethoden ergeben haben; deshalb verspare ich ihre eingehendere Erörterung für eine spätere Gelegenheit.

Was jetzt von der Verzweigung der Interkostalnerven in der Bauchwand gesagt ist, gilt auch im grossen und ganzen von den aus dem ersten Lumbalnerven stammenden Nn. ilio-hypogastricus und ilio-inguinalis. Nach Durchbohrung des M. transv. über dem Darmbeinkamme bezw. dem lateralen Teil des Lig. inguinale (Pouparti) gehen die Zweige, worin sie zerfallen, miteinander und mit denen des zwölften Thorakalnerven zahlreiche Verbindungen ein, und, an den M. transv. und obl. int. Nervenästchen abgebend, gelangen sie in bekannter Weise unter die Haut. Auch von diesen Lumbalnerven werden Peritonealnerven entsandt (s. Figur VII!); sie sind doch so fein, dass ich sie nicht weit habe verfolgen können.

Die Innervation des M. rectus wurde einer besonderen Prüfung unterworfen. Da ich in methylenblaugefärbten Präparaten im Peritoneum hinter dem medialen Teil des M. rectus einige Nerven gefunden hatte, die von aussen kommend hier ins Peritoneum eintauchten und die deshalb möglicherweise aus dem M. rectus kommen könnten, entschloss ich mich, hier die Nerven des Muskels zu präparieren, um dieselben, wenn möglich, durch die Muskulatur bis ins Peritoneum zu verfolgen. Je nach dem Präparieren trug ich die Nerven in die Skizze ein und bekam so eine Übersicht über die Nervenverteilung im M. rectus (s. Figur VII). Beim ersten Blicke springt es hier in die Augen, dass die Segmente des M. rectus mit den

Interkostalnervengruppen in so ziemlich genau korrespondierendem Verhältnis stehen; wenigstens viel genauer als man aus den gewöhnlichen Präparierbefunden zu schliessen berechtigt ist; denn bekanntlich ist es nicht leicht zu entscheiden, aus welchen Interkostalnerven diejenigen Nervenzweige herzuleiten sind, die die besonderen Segmente des Muskels versorgen, da die Zweige jedes Interkostalnerven in der Bauchwand ja teils stark auseinander gezerrt, teils streckenweise in der Muskulatur des Transv. verborgen sind. — Bei genauerer Prüfung dieses Präparates und der Zeichnung davon findet man doch, dass jedes zwischen je zwei Inscriptiones tendineae belegene Segment des M. rectus zwar von einer bestimmten Interkostalnervengruppe die allermeisten seiner Zweige erhält, dass ihm doch gewöhnlich auch einige Nervenfasern aus dem (kaudal) benachbarten Interkostalnerven zugeführt werden. Diese letzteren sind doch sehr klein und jedenfalls gar nicht so zahlreich, wie sie oft in Figuren (z. B. von Hirschfeld et Leveillé, Pl. 53) wiedergegeben werden. Bemerkenswert ist es auch, dass die beiden letzten Thorakalnerven, die das letzte kaudale Segment des M. rectus versorgen, in diesem zwei Innervationsgebiete bilden, die sich voneinander gut abgrenzen lassen.

In betreff der Verteilung der Nerven jedes Segmentes zeigt der kephale Teil des M. rectus (so viel das Präparat davon umfasst) nicht ganz das gleiche Verhalten wie der kaudale; im wesentlichen verhalten sie sich jedoch gleichartig. Die von den 7., 8., 9. Interkostalnerven abzweigenden Rektusnerven teilen sich hinter dem lateralen Teil des M. rectus in je zwei Gruppen, von denen die eine in die lateral von den Vas. epigastr. gelegene Abteilung des Muskel-Segmentes, die andere sich in die mediale einsenkt. In der Muskulatur werden doch die beiden Gruppen durch eine (transverselle) Anastomosenschlinge über den Gefässen wieder miteinander verbunden. Und

die Nerven jeder Gruppe! — Zwar lösen sie sich in anfangs divergierende Äste auf, allein trotz ihrer ausgedehnten Verbreitung in der Muskulatur behalten sie doch durch mehrfache Schlingenbildungen den Zusammenhang miteinander bei. — Die Zweige der unteren 10., 11., 12. Interkostalnerven, die den kaudalen unterhalb des Nabels gelegenen Teil des M. rectus versorgen, werden schon im lateralen Teil der Bauchwand auseinandergezerrt; und obgleich sie ziemlich weit voneinander entfernt in den Muskel eindringen, stehen auch sie durch ausgedehnte intramuskuläre (hier besonders kranio-kaudalwärts gerichtete) Schlingenbildungen miteinander in Zusammenhang.

Diese Innervation des M. rectus weist also auf eine deutliche, wenn auch nicht ganz streng durchgeführte Segmentierung seines Nervenmaterials hin, zeigt aber auch, dass die verschiedenen Nervenfasern jedes Segmentes streckenweise auseinander gezerrt worden sind, so dass die Fasern eines Innervationsgebietes auf einer Strecke ihres Verlaufes in oft weite Schlingen oder Netzbildungen ausgedehnt sind, um doch schliesslich wieder zusammenzulaufen. Im kephalen Teil des M. rectus sind diese Schlingenbildungen sowohl in der Richtung der Länge als der Breite des Muskels ausgezogen; im kaudalen Teil aber und in der Nähe des medialen Randes des Rektus sind sie besonders in der Richtung der Länge des Muskels ausgedehnt.

Will man sich diese Innervationsverhältnisse erklären, so weisen meines Erachtens die innerhalb jedes Segmentes des M. rectus zusammenhängenden Schlingen und Netzbildungen auf eine Teilung, Zerrung und Dehnung des Nerven-Anlagematerials hin, das sich sehr frühzeitig mit den Urwirbelelementen vereinigt hat, woraus das betreffende Segment des M. rectus hervorgewachsen ist. Die Zerrung und

Dehnung der Nervenfasern, die von der Wucherung und den Verschiebungen der Urwirbelelemente während des Vorwachsens der Myotome und von dem späteren Wachstum und der Dehnung der verschiedenen Rektussegmente abhängig gewesen sein dürfte, ist doch keine gleichmässige gewesen. Streckenweise sind die Fasern weit auseinander gezerrt. An anderen Stellen aber ist der Zusammenhang beibehalten; besonders ist dies in der Nähe der Mittellinie der Bauchwand der Fall, da ja während des Vorwachsens der Myotome die ventralen Äste der Spinalnerven in deren ventralen Spitzen festgehalten gewesen sind. (Siehe Bardeen and Lewis: Develop. of Limbs, Bodywall and Back in Man.-Amer. Journ. of Anatomy I, 1, pag. 22 and Plate II, Fig. A und B, und Plate V!) Die dadurch entstandenen Schlingenbildungen werden je nach den Wachstums- und Dehnungsrichtungen der Segmente verschieden gestaltet; im kephalen Teil des Muskels, dessen Zuwachs sowohl in der Breite ebenso bedeutend wie in der Länge gewesen ist, sind diese Schlingen deshalb sowohl in der Richtung der Breite wie der Länge des Muskels ausgezogen; im kaudalen Teil aber, sowie in der medialen Randpartie des Muskels, wo die Längsdehnung des Muskels am stärksten gewesen ist, sind deshalb auch die Schlingengebilde besonders kranio-kaudalwärts ausgezogen. — Die etwaige Versorgung der Rektussegmente aus je zwei Interkostalnervengruppen (wie diese sich in der Bauchwand darstellen!) ist wohl als eine Verschiebung und Verschleppung einiger Zellkomplexe der Grenzschicht eines benachbarten (Urwirbel-) Segmentes anzusehen. (Siehe Eisler: Über die Ursache der Geflechtbildung an den peripheren Nerven. Verh. der Anat. Ges. 1902. S. 202—207. Vergl. Bardeen: The growth and Histogenesis of the cerebro-spinal nerves. Amer. Journ. of Anatomy Vol. II, 2).

Ich habe mich etwas länger bei der Innervation des M. rectus

aufgehalten, denn die Nerven des M. rectus und die des Peritoneum der vorderen Bauchwand verhalten sich in sehr ähnlicher Weise, wie zum Teil aus diesem Präparate und noch deutlicher aus dem folgenden hervorgeht. Deswegen soll eine Zusammenstellung und Vergleichung der beiden eine bessere Übersicht und zugleich eine Erklärung der eigentümlichen Innervationsverhältnisse des Peritoneum bieten. (S. die Beschreibung des folgenden Präparates!) — Übrigens verfolgte ich während des Präparierens des M. rectus alle die Nerven und die intramuskulären Schlingen und Netzbildungen bis in die tiefste Schicht des Muskels. Schliesslich wurden sie aber so fein, dass ich sie (trotz 6—10facher Vergrösserung) nicht mehr deutlich sehen konnte. Ich konnte also keine Peritonealnerven durch den M. rectus hindurch verfolgen. Ich fand doch während dieser Arbeit einige Nerven, die von den Interkostalnerven auf dem M. transv. abzweigend ihren Verlauf weiter auf der Oberfläche der Aponeurose oder der Fascia des Muskels bis medial von den Vasa epigastr. nahmen und erst dann ins Peritoneum eintraten. Diese Nerven können ja die Herkunft jener oben erwähnten Peritonealnerven völlig erklären, die ich (in Methylenblau-Präparaten) hinter dem medialen Teil des M. rectus ins Peritoneum hatte eintreten sehen.

Die Peritonealinnervation des Grenzgebietes zwischen dem Diaphragma und der vorderen Bauchwand wurde sodann untersucht. — Bekanntlich geben mehrere von den anatomischen Lehr- und Handbüchern an, dass die (3 bis 5 oder 6) unteren Interkostalnerven dem Diaphragma motorische Fasern zusenden; (Luschka I, 2, S. 229; Henle III, 2, S. 511; Hollstein, S. 1058; Schwalbe, S. 911; Testut II, S. 779; Quain III 2, S. 310; Poirier III, S. 983; Spalteholz III, S. 742; Broesike, S. 489); desgleichen dass N. phrenicus, wie oben erwähnt, nicht nur das Diaphragma, sondern auch das Peritoneum der vorderen Bauchwand innerviert. Dem-

nach sollten also an demselben Thoraxrande Interkostalnerven ins Diaphragma eintreten und Phrenicusfasern in die Bauchwand austreten! Um diese wunderlichen Innervationsverhältnisse, wenn möglich, richtig zu beleuchten, präparierte ich unter Wasser und Lupe von der Peritonealfläche aus die Verzweigungen des N. phrenicus im Diaphragma und legte den Verlauf der Interkostalnerven und ihrer Zweige unter dem Diaphragma frei, und setzte dann die Blosslegung der tiefsten Abdominaläste der Interkostalnerven vom Epigastrium an eine Strecke weit „in der Richtung gegen den Nabel" fort. Es würde zu weit führen, wollte ich hier diese äusserst mühsame Untersuchung vollständiger schildern; ich begnüge mich nur, einige der Resultate mitzuteilen, so weit sie die Peritonealinnervation anbelangen.

Also, in betreff der Interkostalnerven fand ich, dass diese teils während ihrer Passage unter dem Diaphragma hindurch, teils kurz vorher oder gleich darnach feine Zweige abgeben, von denen einige sich ins Peritoneum parietale kaudal vom Ursprunge des Diaphragma verzweigen, andere in den Peritonealüberzug des Ursprungsteiles des Diaphragma hinaufbiegen, wo sie bis dicht unter die Peritonealoberfläche und bis an die Grenze des unteren und des mittleren Drittteiles der Pars carnosa diaphragmatis verfolgt werden können. Und daselbst, wo Phrenicus-Fasern ihren Weg weiter in die Bauchwand fortsetzen sollen, d. h. an der Spalte zwischen Pars sternalis und Pars costalis diaphragmatis wird das Peritoneum ebenfalls durch Interkostalnervenfasern versorgt, die aus der Anastomosenschlinge des 6. und des 7. Interkostalnerven, knapp unterhalb des Ursprunges des Diaphragma hieher gesandt werden. Und ebenso ein wenig weiter kaudalwärts („in der Richtung gegen den Nabel") wird das Peritoneum durch Interkostalnervenfasern von der

Anastomosenschlinge des 7. und des 8. Interkostalnerven versorgt, wie aus Figur VI zu ersehen ist. Die Peritonealnerven zeigen also unterhalb des ventralen Teils des Diaphragma in betreff ihres Ursprungs und ihres Verlaufes genau das gleiche Verhalten wie im übrigen Teil der Bauchwand. — Dagegen konnte ich bei dieser Untersuchung trotz sorgfältiger Beobachtung keine für die Muskulatur des Diaphragma bestimmten Interkostalnervenäste finden!

Betreffs des Phrenicus aber und seiner Beziehung zum Peritoneum der vorderen Bauchwand ging aus dieser Präparation hervor, dass seine Fasern zur Innervation des Diaphragma vollständig in Anspruch genommen werden. Zwar dringen feine Zweigchen von diesen in den Peritonealüberzug der unteren Fläche des Diaphragma hinab; auch von diesen aber setzen sich keine Fasern aus dem Bereiche des Diaphragma fort.

Präparat Nr. 6.

Ausgetragenes Kind. Länge: mehr als 50 cm. Untersuchungsmethode: Nr. V.

Von den Fötuspräparaten, die ich nach dieser Methode behandelt habe, beschränke ich mich hier darauf, nur dieses zu beschreiben, ein grosses ausgetragenes Kind, das mir anderthalb Stunden nach seinem Tode zur Präparierung überlassen wurde. Das Präparat, dessen Färbung sehr gut gelungen ist, umfasst die linke vordere Bauchwand vom Epigastrium bis zum Becken, von der Mittellinie bis zur Linea semilun. Spigeli, also eine Gegend die auch in praktisch-chirurgischer Hinsicht von allergrösster Wichtigkeit ist. Die Haut und die Mm. obl. ext. und int. und M. rectus sind entfernt und nach der Färbung und Fixierung ist das Präparat an einen Glasrahmen angenäht worden. Die Grundzeichnung: ist mittelst eines Präpariermikroskopes von Mayer und Zeiss aplanat. Lupe Nr. 9 und Abbés Camera gemacht (6 fache Vergrösserung). Sodann sind bei successiver Benutzung von Hartnacks Mikroskop. Obj. 2 und 4 und Okul. 1,3 und 4 die feineren Nerven und übrigen Details kontrolliert und verfolgt und in die Grundzeichnung eingetragen worden. (S. Fig. VIII.) Die tiefer (am M. transv.) liegenden Nerven, die im subserösen Gewebe verlaufen, sind rot, die oberflächlicheren, d. h. nahe unter dem Peritonealepithel

verlaufenden Nerven sind schwarz gezeichnet. Sobald die feinen marklosen Nervenzweigchen sich an Gefässe angeschlossen haben, ist nur ihre Hauptrichtung eine kleine Strecke in punktierten Linien dargestellt; denn die zahlreichen und miteinander sich vielfach verbindenden Gefässnerven bilden so dichte, durch so weite Strecken des peritonealen Gewebes zusammenhängende Netze, dass ihre Eintragung auf die Übersichtlichkeit der Skizze sehr störend einwirken würde. Aus demselben Grunde habe ich auch die feinen Peritonealnerven-Netze, die die oberflächliche Schicht des Peritoneum durchwehen, nur an einigen Stellen mitaufgenommen.

Verlauf, Verzweigung und Abgrenzung der Peritonealnerven.

Im vorigen Präparate von Mensch Nr. 5 und Figg. VI u. VII. konnte man die Peritonealnerven von ihrem Ursprung aus den Interkostalnerven und ihren Verbindungsschlingen bis an ihren Eintritt ins subseröse Gewebe (in einigen Fällen bis unter das Peritonealepithel) verfolgen. In diesem Präparate Nr. 6 und Figur VIII kann man jetzt die Fortsetzung der Nerven bis in ihre peritonealen Endverzweigungen übersehen.

Beim ersten Blicke findet man im ganzen und grossen dieselbe Hauptrichtung der Peritonealnerven wieder, die wir vorher gefunden haben. Desgleichen kann man hier auch die Neigung der Nerven beobachten, teils hinter der lateralen, teils hinter der medialen Abteilung des M. rectus einen rekurrenten Verlauf zu nehmen. Schliesslich stellen sich die vielfachen Verästelungen und Wiedervereinigungen der Nervenästchen stellenweise äusserst auffallend dar.

Bei genauer Prüfung kann man sogar die besonderen grösseren Peritonealnervengruppen des vorigen Präparates hier wiederfinden:

Im Präp. Nr. 5, Figur VII, kann man ja eine grosse Gruppe von Peritonealnerven sehen, die aus der Verbindung eines langen schon an der (11) Rippen-Knorpel-Knochen-Grenze vom 11. Interkostalnerven abzweigenden und eines sehr kurzen, an der Linea

semilun. (Spigeli) vom 12. Interkostalnerven abzweigenden Nervenastes hervorgeht. Diese Gruppe kann man leicht in Figur VIII entsprechend der Stelle, wo Lin. semilun. Spig. am meisten lateralwärts ausgeschweift ist, wiederfinden. Ihre kephalen Zweige sind medialwärts gegen das Peritonealgebiet unterhalb des Nabels, ihre kaudalen medial-kaudalwärts gegen die Symphysengegend gerichtet[1]). Hinter der lateralen Abteilung des M. rectus biegen viele der Fasern dieser Nervenzweige auseinander, um sich hinter der medialen Abteilung des Muskels wieder zu vereinigen; andere Fasern, die in der Nähe des lateralen Randes des M. rectus auseinander gebogen sind, vereinigen sich schon hinter der Mitte des Muskels; und noch andere Fasern gehen hinter der Mitte des Muskels auseinander, um in der Nähe des medialen Randes des M. rectus wieder zusammenzulaufen. Zuweilen kommen diese Wiedervereinigungen schon im subserösen Gewebe zu stande (diese Nerven sind in Figur VIII rot dargestellt). Zuweilen aber kommen die Nervenfasern erst nach grossen bogenförmigen Schlingen dicht unter dem Peritonealepithel wieder zusammen. (Diese sind schwarz dargestellt.) — Diese eigentümlichen Nervenverbindungen erinnern also in hohem Grade an die Nerven-Schlingen-Gebilde, die wir im M. rectus gefunden haben, die sich teils in jeder lateralen und jeder medialen Abteilung der Segmente des Muskels vorfinden, teils die beiden Abteilungen miteinander verbinden.

Von diesen soeben beschriebenen, tiefer verlaufenden Nerven zweigen sich u. a. zahlreiche gegen die oberflächliche Schicht des Peritoneum hinziehende Nervenästchen ab. Auch diese, wenigstens die grösseren derselben, lassen sich in zwei Abteilungen, eine laterale und eine mediale, unterscheiden. Und in jeder Abteilung sind die Zweigchen, worin sie zerfallen, durch

[1]) Den kaudalen Teil dieser Gruppe habe ich, um die Reproduktion der Figur VIII zu erleichtern, weggelassen.

mehrfache Auffaserungen und Wiedervereinigungen oder durch weitgehende Schlingenbildungen so miteinander verbunden, dass sehr ausgedehnte Nervennetze zu stande kommen, die den Zusammenhang der Peritonealnerven jeder Abteilung aufrechterhalten. Auch die beiden Abteilungen hängen miteinander durch feinste Nervenfasern zusammen.

Dagegen ist es auffallend, dass diese aus der Verbindung der 11. und 12. Interkostalnerven stammende Peritonealnervengruppe gegen die nächst kephale aus 10. und 11. Interkostalnerven stammende Gruppe ziemlich deutlich abgegrenzt ist: die tiefer verlaufenden Nerven der beiden Gruppen, in Figur VIII rot, zeigen absolut keinen Zusammenhang, und was die oberflächlicheren, in Figur VIII schwarz, betrifft, zeigen auch sie in der Zeichnung keinen Zusammenhang; doch ist ein solcher in dieser Schicht nicht auszuschliessen, — da ja dem oben Gesagten gemäss die feinsten, marklosen Peritonealnerven nicht vollständig eingetragen sind. — Die untere Grenze der Gruppe lässt sich in diesem Präparate nicht so genau feststellen. Es ziehen hier Zweige aus dem 12. Interkostalnerven und den ersten Lumbalnerven medialwärts hin und bilden im subserösen Gewebe der vorderen Bauchwand, der Fossa iliaca und der vorderen Beckenwand ausgedehnte Nervennetze, die den Peritonealüberzug dieser Gegenden versorgen. Und trotz des angehäuften und dem Verfolgen der Nerven sehr hinderlichen Fettes kann man doch hier an einigen Stellen deutliche Verbindungen zwischen diesen Nerven, resp. Nervennetzen, und denen der soeben besprochenen Gruppe finden. Kranial ist also diese Gruppe ziemlich gut abgegrenzt; wie sie kaudal sich verhält, ist aus diesem Präparate nicht zu eruieren.

Ich gehe jetzt zur nächsten, mehr kranial liegenden Nervengruppe über.

Im Präparate Nr. 5, Figur VII, kann man zwischen den 10. und 11. Interkostalnerven hinter dem M. rectus eine Peritoneal-

nervengruppe sehen. Diese geht aus der Verbindung eines langen, an der (10.) Rippen-Knorpel-Knochen-Grenze vom 10. Interkostalnerven abzweigenden und eines kürzeren, nahe der Linea semilun. (Spigeli) vom 11. Interkostalnerven abzweigenden Nervenastes hervor; und im Peritoneum ist der Verlauf ihrer Nerven gegen den Nabel gerichtet. Etwas weiter kranialwärts an der Stelle, wohin die Richtungen der Linea semilun. Spigeli und des lateralen Rektusrandes konvergieren, trifft man noch eine Peritonealnervengruppe an. Diese geht aus einem grossen Aste des 10. Interkostalnerven hervor, der kurz vorher in Verbindung mit einem Aste des 11. Interkostalnerven getreten ist. Im Peritoneum sind die Nerven dieser Gruppe nach der oberhalb des Nabels hin belegenen Gegend zu gerichtet. Die beiden Gruppen weisen also auf einen gemeinsamen Ursprung hin. Im Präparate Nr. 6, Figur VIII, kann man leicht diese Nervengruppen wiederfinden: die kaudale entsprechend dem Nabel oder dem oberen Winkel jener früher erwähnten lateralen Ausschweifung der Lin. Spigeli, die kraniale an der oben erwähnten Kreuzungsstelle der Linea Spigeli und des lateralen Rektusrandes. Die erstgenannte Gruppe ist gegen den Nabel die letzte nach der oberhalb des Nabels belegenen Gegend zu gerichtet. Die beiden Gruppen erweisen sich hier (bei stärkerer Vergrösserung) indessen so ausgiebig miteinander verbunden, dass ich sie als e i n e Doppel-Gruppe auffassen und beschreiben will, um so mehr, da sie ja auch auf einen gemeinsamen Ursprung (10. und 11. Interkostalnerven) hinweisen. Während des Verlaufes hinter dem M. rectus zeigt auch diese Doppelgruppe am lateralen Rande des M. rectus ein deutliches A u s e i n a n d e r b i e g e n d e r N e r v e n f a s e r n, hinter dem Muskel vielfache n e t z f ö r m i g e V e r f l e c h t u n g e n, nahe dem medialen Rande ein sehr auffallendes W i e d e r z u s a m m e n f l i e s s e n der Nervenfasern, das entweder in der Tiefe, im subserösen Gewebe (in Figur VIII rot) oder näher der Oberfläche des Peritoneum (in Figur VIII schwarz) zu stande kommt.

Da kleine Fettanhäufungen stellenweise den Verlauf dieser Nerven am medialen Rektusrande verdeckten, bekam ich zuerst den Eindruck, als ob die Nerven dieser Gegend aus der Richtung von der Mittellinie hereindrängen und sich hier in lateralwärts hinziehende Verzweigungen auflösten, die den am lateralen Rande des Rektus eingedrungenen Fasern entgegenliefen und mit ihnen die betreffenden Anastomosennetze hinter dem M. rectus bildeten. Doch, als ich die Nervenverbreitung etwas vollständiger in die Skizze eingetragen hatte, wurde es bei ihrer genaueren Prüfung ersichtlich, dass diese Nerven medialwärts verfolgt unweit der Mittellinie sehr feine Auffaserungen zeigten, welche teils in kephaler, teils in kaudaler Richtung ausstrahlen und sich immer mehr verkleinert unter dem Peritonealepithel verlieren. Diese neben der Mittellinie verlaufenden Nerven sind also die Endverzweigungen jener unter dem Fett hervorkommenden Nerven, und diese sind ihrerseits als Fortsetzungen jener von Linea Spigeli kommenden und unter dieselben Fettanhäufungen tauchenden Interkostalnervenäste anzusehen.

Solch' ein Auseinanderbiegen, Netzbilden, Wiederzusammenfliessen und schliessliche Auffaserung, die die Nerven dieser Gruppe also zeigen, ist meines Erachtens nicht anders zu erklären wie als eine Folgeerscheinung einer ungleichmässigen Dehnung und Zerrung, denen die peritonealen Gewebe und ihr Nervenmaterial während des Wachstums der Bauchwand ausgesetzt gewesen sind. Dadurch sind die Nervenfasern streckenweise auseinander gezogen, während sie auf anderen Strecken des Verlaufes einen engeren Zusammenhang beibehalten haben. Ähnliche ungleichmässige Dehnungen machen sich an den oberflächlicheren Peritonealnerven noch deutlicher bemerkbar, wie aus dem folgenden hervorgehen wird.

Die jetzt beschriebenen tiefer verlaufenden Nerven dieser Gruppe samt ihren Netzverbindungen geben u. a. eine grosse Menge von Zweigen ab, die sich in die oberflächlichere Schicht

des Peritonealüberzuges verzweigen. Einige dieser Zweige schliessen sich bald an die Gefässe dieser Schicht an (sie sind in Figur VIII in schwarzen punktierten Linien nur angedeutet); andere lösen sich nach einem weiteren oder kürzeren Verlauf knapp unter dem Peritonealepithel in noch feinere Zweigchen auf, die sich vielfach miteinander verbinden. (In Figur VIII in schwarzen ausgezogenen Linien dargestellt.) Die dadurch entstandenen Schlingen- und Netzbildungen zeigen hier eine noch deutlichere Abtrennung in eine laterale und eine mediale Abteilung als wir in der nächst kaudalen Gruppe gesehen haben [1]).

Wenn wir z. B. die tiefen Peritonealnerven der kaudalen Abteilung dieser Gruppe von der Linea Spigeli medialwärts verfolgen, finden wir, dass 1. am lateralen Rektusrande ein Nervenzweig (in Fig. VIII: α) sich abspaltet, der in zick-zack-förmigen Touren in die subepitheliale Schicht heraufdringt und nach einem kurzen medial gerichteten Verlauf noch hinter dem lateralen Teil des M. rectus in ein Peritonealnervennetzgebilde eingeht; dass 2. hinter dem lateralen Teil des M. rectus ein anderer Nervenzweig (in Figur VIII: β) aus der betreffenden Gruppe entspringt und in rekurrentem Bogen gegen dasselbe Nervennetz zurückkehrt und darin sich einsenkt; dass 3. hinter dem mittleren Teil des Muskels sich gleichfalls noch ein Nervenzweig abspaltet (Figur VIII γ), um nach einem weiten bogenförmigen rekurrenten Verlauf sich auch in dasselbe Peritonealnetz einzusenken.

Und wenn wir die tiefen Peritonealnerven der kephalen Abteilung derselben Doppel-Gruppe ansehen, finden wir, dass auch von diesen ziemlich weit medial hinter dem Rektus starke Nervenzweige für die oberflächlichere Schicht des Peritoneum sich abzweigen und in schönen rekurrenten Bogenschlingen gegen den lateralen Rektusrand zurückkehren und sich hier in ein ähnliches

1) Besonders schön ist dies Verhalten der Peritonealnerven ersichtlich in der Spezialskizze der kaudalen Abteilung dieser Doppelgruppe, die ich in Hygiea, Stockholm (1904) wiedergegeben habe.

Nervennetzgebilde wie das soeben beschriebene zusammenschliessen.

Durch diese Netzbildungen behalten also die oberflächlichen Peritonealnerven der lateralen Abteilung dieser Gruppe den Zusammenhang bei, trotzdem dass sie übrigens wie die in der subserösen Schicht verlaufenden Zweige, wovon sie ausgegangen sind, weit auseinander teils in der Längsrichtung, teils besonders in der Querrichtung des Rektus gezerrt und gedehnt worden sind.

Wenn wir so die tiefen Nerven derselben Doppel-Gruppe weiter medialwärts verfolgen, finden wir, dass noch andere Nervenzweige von diesen sich abspalten (Figur VIII: δ, ε, ζ, η) und hinter dem medialen Rande des M. rectus in die subepitheliale Schicht heraufdringen, um hier unter Bildung von grossen in der Längsrichtung des Rektus weit ausgedehnten bogen- oder netzförmigen Schlingen sich wieder zu verbinden. — Hierdurch ist also auch in der medialen Abteilung dieser Gruppe der Zusammenhang der Peritonealnerven beibehalten.

In der lateralen Abteilung sind also die Peritonealnerven dieser Doppel-Gruppe samt ihren Netz- und Schlingengebilden teils in kranial-kaudaler, teils (besonders) in medial-lateraler Richtung gezerrt; in der medialen sind sie, sowie die endlichen Auffaserungen der Nerven in der Nähe von der Mittellinie, besonders in kranial-kaudaler Richtung gedehnt worden.

Die Abgrenzung dieser Doppel-Gruppe gegen die nächst kaudale war ja, wie früher gesagt, ziemlich deutlich. Dasselbe Verhalten findet man auch an der kephalen Grenze. Weder die tiefen noch die oberflächlichen Peritonealnerven zeigen hier mit denen der nächst kephalen Gruppe irgend welche Verbindungen.

Die Grenze zwischen den beiden Abteilungen der Gruppe ist dagegen, wie gesagt, nicht ganz rein. Teils die tiefen teils die oberflächlichen medialen Nerven hängen zusammen. Jedenfalls ist sie doch angedeutet, und z. B. die oberflächlichen lateralen Netzgebilde sind völlig voneinander getrennt.

Setzen wir jetzt die Prüfung mehr kephalwärts fort, finden

Fig. VI

Obfl. Prin

Obl. Prin

Ptuschl.

Obfl. Prin

Grenze

C. lam.

C. lam

wir im Präp. Nr. 5, Fig. VII hinter dem Rektus mehrere Peritonealnerven, die sich vom 9. Interkostalnerven abzweigen. Sie sind im Peritoneum medialwärts und medial-kephalwärts auf ein grosses bogenförmiges Nervengebilde zu gerichtet, das aus einer Verbindung von Ästen des 8. und 9. Interkostalnerven am Rippenbogen hervorgegangen ist. — Im Präp. Nr. 6, Fig. VIII finden wir leicht diese Nerven und dies Bogengebilde wieder. Hier kann man indessen (dank der stärkeren Vergrösserung) auch sehen, dass die Nerven und das Bogengebilde ausgiebige Verbindungen miteinander eingehen. In der kaudalen Abteilung dieser Gruppe kann man auch die Abtrennung der lateralen und medialen Netz- und Schlingenbildungen sehen. Die kaudale Abgrenzung der Gruppe ist auch, wie oben gesagt, ziemlich deutlich ersichtlich. Ihre oberflächlichen Peritonealnerven sind über die nächste kaudale Gruppe nicht unbedeutend kaudalwärts verschoben, doch ohne mit dieser in Verbindung zu treten!

In der kephalen Abteilung dagegen war während der mühsamen und zeitraubenden Arbeit dies grosse Präparat abzuzeichnen, — die Färbung der Peritonealnerven allmählich schon vergangen, als ich diese Gegend bearbeiten wollte [1]). Dies Gebiet, Epigastrium, musste deshalb bei einem anderen Präparat untersucht werden. Zu diesem Zwecke habe ich die Epigastriumgegend im Präp. Nr. 5 von der Peritonealfläche aus besonders präpariert. Die Beschreibung dieses Gebietes ist schon oben ganz kurz gegeben (siehe S. 412, und die Skizze füge ich als Ergänzung der Tafel 40/41 bei. Siehe Fig. VI auf Tafel 40/41).

Die Endigungen der Peritonealnerven.

Wie aus der historischen Übersicht hervorgeht, sind vor allem die Endigungen der Peritonealnerven von den Autoren studiert worden. Ich werde mich deshalb hier kurz fassen.

[1]) Da infolgedessen die Zeichnung dieser Gegend etwas unvollständig ist, schliesse ich auch diesen Teil der Tafel aus.

Während ihres Verlaufes im subserösen Gewebe geben die Peritonealnerven fort und fort folgende Äste ab:

1. Markhaltige oder schon marklose Fasern für die Gefässe. Diese weben ein weitmaschiges, perivaskuläres Nervennetz von marklosen Fasern um die Gefässe herum, das seinerseits feine Fäserchen in den Zwischenraum der Tunica adventitia und media entsendet. Aus diesen in der Längsrichtung des Gefässes verlaufenden und Netze bildenden Fäserchen werden die Muskelzellen der Muskularis durch quer abgehende variköse Fädchen innerviert. Ich gebe davon nur eine skizzierte Abbildung, Fig. IX wieder, da ja Gefässnervennetze (perivaskuläre und intermuskuläre, in Blut- und Lymphgefässen schon von mehreren Seiten beschrieben und abgebildet worden sind (siehe z. B. Fürst [1880], Retzius [1892], Kytmanof [1901] u. a.).

2. Von denselben Nerven, die den Gefässen Fasern zugesandt haben, gehen auch markhaltige oder schon marklose Fasern ab, die sich wiederholt teilend in sehr feine marklose Ästchen auflösen, welche miteinander anastomosieren und so ziemlich weitmaschige Netze bilden, die sich durch die Subserosa in verschiedener Tiefe hinspannen. Die Netze zeigen dreieckige oder ovale körnige Verdickungen in den Knotenpunkten, und ihre Zweige scheinen oft in dergleichen Anschwellungen oder in feinen varikösen Fasern aufzuhören, die sich entweder in der Subserosa oder aber in der Serosa, mitunter zwischen den Epithelzellen finden.

Ob hier freie Endigungen oder nur Knotenpunkte und Netzfasern vorliegen, habe ich in diesem Präparate nicht entscheiden können. Mittelst einer anderen Methode beabsichtige ich diese Verhältnisse genauer zu untersuchen. — Mitunter habe ich jedoch eine Verbindung zwischen solch einem Netzgebilde und dem perivaskulären Netze eines benachbarten Gefässes gesehen. (Eine solche habe ich in Fig. IX Tafel 44/45 abbilden lassen!)

Über dergleichen Zusammenhänge siehe die Netzbildungen der oberflächlichen Schicht.

3. Die tiefverlaufenden Peritonealnerven entsenden auch markhaltige Fasern, die in lamellösen Endbulben endigen. Schon weit vor der Austrittsstelle lassen sich diese Fasern durch ihr Aussehen von den übrigen markhaltigen Fasern des Nervenstammes leicht unterscheiden: ihr Kaliber ist gröber und die Ranvierschen Einschnürungen sind weiter voneinander entfernt. Sehr bald nach dem Austritt aus dem Nervenstamme dringen sie in die Nervenendkörperchen ein; oft haben sie jedoch vorher einen oder mehrere Äste abgesandt, die ebenfalls bald in ähnliche lamellöse Körperchen eintreten, und hierdurch kommen kleine Gruppen von 3 à 4 solchen Körperchen zu stande. Beim Eintritt der Faser in das Endkörperchen hört die Myelinscheide bald auf und der Achsenzylinder verhält sich sodann in den verschiedenen Körperchen ungeheuer wechselnd. Bald ist die Terminalfaser einfach, bald geteilt und oft mehrfach geteilt; bald ist sie fast geradlinig, bald hakenförmig, spiralförmig oder schlingenförmig gebogen und oft doppelt umgebogen.

Durch dies wechselnde Aussehen boten mir die Nervenendkörperchen vorzügliche Orientierungspunkte dar, die mir während des Durchmusterns und Abzeichnens der (bei 50 - 100—150 facher Vergrösserung) ungemein weiten Bauchwandfläche äusserst willkommen waren. Ich zeichnete deswegen mit Hilfe des Zeichenapparats ihre Grundrisse ab, und die Fundstellen der Körperchen wurden in der grossen Hauptskizze durch entsprechende Ziffern markiert (in Figur VIII rot).

Ausser diesem Orientierungsplan bekam ich hierdurch eine Übersicht über die Verteilung und Lage der Endkörperchen. Sie sind nicht gleichmässig über die Peritonealoberfläche zerstreut, sondern in quer über die Bauchwand bandförmig sich hinziehende Gruppen gesammelt,

worin sie, wie oben gesagt, entweder vereinzelt oder in kleineren Gruppen (à 2—3—4 St.) liegen. Die Lage und die Richtung dieser bandförmigen Gruppen stimmen nicht mit dem Verlauf der grossen Nervenstämme überein. Besser könnte man sie mit dem Verlauf der Inscriptiones tendineae zusammen stellen, indem sie gleich wie diese mehr horizontal verlaufen und in ähnlicher Weise wie diese auf der Bauchwand verteilt sind, indem eine Gruppe dem Nabel entspricht, eine unterhalb, zwei oberhalb davon sich vorfinden. (Hiermit stimmt auch völlig die Lagerung der lamellösen Körperchen überein, die ich während des Präparierens des vorigen Präparates gefunden hatte.) In Hinsicht auf die Aponeurose des M. transv. zeigen die Körperchen keine konstante Lage oder Stellung; bald sind sie dicht an diese angepresst, bald sind sie weit davon entfernt; bald ist ihre Längsachse mit deren Faserung parallel, bald schräg zu ihr, bald quer, ja sogar oft rechtwinklig eingestellt.

Endlich dringen die Äste der tiefverlaufenden Nerven in die oberflächlichere Schicht, die Serosa herauf, wo sie sich verzweigend teils in 1. Gefässnervennetzen und 2. damit zusammenhängenden feinen Netzbildungen, teils in 3. lamellösen Körperchen dieser Schicht, teils in 4. subepithelialen gröberen Netzgebilden endigen.

1. Die Gefässnerven, die die Kapillaren dieser Schicht versorgen, treten als marklose Fasern in die Serosa herauf und teilen sich hier in mehrmals verzweigte Fäserchen, die gewöhnlich in diametral entgegengesetzte Richtungen ihren Verlauf nehmen und sich an die Gefässe anschliessen, längs denen sie weit ausgedehnte feinfaserige Netze bilden. Nur die Hauptrichtungen dieser Verzweigungen sind in Figur VIII (durch schwarze punktierte Linien) angedeutet; denn wenn sie sich an die Gefässe angeschlossen haben, ist es ja unnütz, sie längs den verwickelten Gefässnetzen zu verfolgen.

2. Oft findet man aber auch feine marklose Fasern, die sich von diesen Gefässnerven oder von anderen (z. B. Kapsel-Körperchen tragenden) Nerven dieser Schicht abspalten und dicht unter dem Epithel oder sogar zwischen den Epithelzellen sich verzweigen und vieleckige und netzförmige Bildungen zu stande bringen, die oft wie sehr eigentümlich gestaltete nervöse Endapparate aussehen. Wenn die Färbung gut gelungen ist, wird es jedoch ersichtlich, dass diese sub- oder intraepithelialen feinen Verzweigungen und Netzbildungen sich weiter fortsetzen und allmählich wieder in eine Faser zusammenlaufen, die sich oft an ein Gefäss anschliesst. Sie stehen also wie die soeben im subserösen Gewebe gefundenen Netzgebilde mit den Gefässen in engster Verbindung! (s. Tafel 44/45, Fig. XI) und haben vielleicht deswegen etwas damit zu thun!

3. Die markhaltigen Nervenzweige, die in den lamellösen Körperchen dieser Schicht enden, dringen sehr rasch in Spiralen- oder flachen Bogentouren in die Serosa herauf und treten hier sehr bald, mitunter nach vorheriger Teilung, in die Körperchen ein. Diese Nervenendkörperchen sind den Vater-Pacinischen mehr als die vorigen im subserösen Gewebe befindlichen ähnlich: Die Terminalfaser ist ungeteilt oder minder geteilt, der Innenkolben schmal, das Lamellensystem reichlicher (s. Tafel 44/45, Fig. XI). Was ihre Lage betrifft, werden sie stets innerhalb derselben bandförmigen Gruppen wie die tiefen angetroffen.

4. Ausser den Gefässnervennetzen und den damit zusammenhängenden Netzbildungen giebt es in der Serosa auch andere subepitheliale gröbere Netzgebilde. Die Bildung dieser Netze aus Nervenästen, die von mehreren Seiten und oft von weitem her kommen, und ihre Abgrenzung innerhalb der oft weit ausgedehnten Nervengruppen sind schon beschrieben (s. S. 415 u. f.). Die Nervenäste, woraus die Netzgebilde hervorgehen, sind teils aus markhaltigen, teils aus schon marklosen Nervenfasern zusammengesetzt. Wenn sie aber in die Netzgebilde ein-

getreten sind, ist die Markhülle der Fasern zum grössten Teil verloren gegangen. Die immerhin mehrfaserigen Netzzweige geben sehr feine marklose Fasern ab, die sich innerhalb der Maschen des grossen Netzes mehrfach verzweigen und verbinden und so kleinmaschige Netze bilden. Von diesen spalten sich feine Fäserchen ab, die entweder frei auszulaufen oder in kleinen ovalen, birnförmigen oder rundlichen Anschwellungen zu enden scheinen (s. Tafel 44/45, Fig. X). Ob sie in der That so endigen, oder ob sie nur unterbrochene Fasern und Knotenpunkte der Netze sind, das war in diesem Präparate nicht mehr möglich zu entscheiden. Es muss, wie oben gesagt, mit Hilfe einer anderen Methode untersucht werden.

Vergleichung der Innervation des Peritoneum mit derjenigen des M. rectus.

Stellen wir diese die Innervation des Peritoneum der Rektusgegend betreffenden Befunde übersichtlich zusammen, so geht daraus hervor,

dass die Nerven des Peritoneum stark auseinander gezerrt und ungleichmässig gedehnt worden sind;

dass hierdurch komplizierte, über grosse Strecken des Peritoneum ausgedehnte Netz- und Schlingenbildungen zu stande gekommen sind, die sich aber nicht zusammenhängend über die ganze Peritonealfläche erstrecken, sondern in ziemlich gut abgrenzbare Gruppen abgeteilt sind;

dass diese Gruppen nicht vollständig mit den einzelnen Interkostalnerven korrespondieren, sondern aus je einem Paar von Interkostalnerven ihre Nervenversorgung bekommen.

Wenn man die Ursachen dieser Innervationsbefunde finden will, soll man meines Erachtens den Leitfaden im Verhalten des davor befindlichen M. rectus suchen Denn eine Vergleichung der Innervationsverhältnisse des Peritoneum und der-

jenigen des M. rectus bietet viele Ähnlichkeiten dar, die auf gemeinsame Ursachen hinweisen. Der M. rectus ist ja sowohl der Länge als der Breite nach gewachsen und gedehnt worden; infolge dessen sind seine intramuskulären Nervenausbreitungen und Schlingenbildungen in diesen Richtungen ausgezogen; infolge derselben Ursachen aber sind ja denn auch die hinter dem Muskel befindlichen peritonealen Gewebe sowohl in kraniokaudaler als in medial-lateraler Richtung ausgedehnt, also auch die Peritonealnerven der lateralen Abteilung in diese Richtungen gezerrt und gedehnt worden. Hinter dem medialen Rande des Muskels und zwischen den beiden Mm. recti dagegen ist dieser mittlere Teil der Bauchwand aus vielen Ursachen hauptsächlich der Länge nach gedehnt, und infolge dessen sind die Nerven und ihre Verbindungen hier besonders in kraniokaudaler Richtung ausgezogen worden.

Und wenn man die Vergleichung fortsetzt, ist es ja auffallend, dass sowohl die Nervenverzweigungen des M. rectus als auch diejenigen des Peritoneum in verschiedene, ziemlich gut abgrenzbare Innervationsgebiete abgeteilt sind, worinnen die charakteristischen Netz- und Schlingenbildungen sich ausbreiten; und dass die Nervenversorgung dieser Gebiete (des Rektus und derjenigen des Peritoneums) auch eine ähnliche ist, indem jedes Gebiet zum Teil aus (je) einer Verbindung von Nervenästen innerviert wird, die aus je zwei Interkostalnerven hervorgehen.

Auch diese Verhältnisse müssen wohl auf gemeinsame Ursachen zurückgeführt werden. Denn da die Abtrennung der verschiedenen Innervationsgebiete des M. rectus offenbar auf die ursprüngliche metamere Segmentierung des ventralen Spinalnervenmaterials hinweist (s. oben!), muss wohl auch in der ähnlichen Innervation des Bauchwandüberzuges hinter dem Rektus ein gleiches Verhalten vorliegen. Freilich sind die metameren Innervationsgebiete nicht ganz vollständig voneinander abgegrenzt; aber wo im ganzen Körper ist das der Fall? Jedenfalls

sehr auffallend ist die Abgrenzung nicht nur im Rektus, sondern auch im Peritoneum angedeutet.

Und ebenso die Versorgung der Innervationsgebiete aus Verbindungen von einem Paar von Interkostalnerven. Die Verbindung, woraus Nerven für ein Rektussegment und diejenige, woraus Nerven für ein Peritonealgebiet hervorgehen, liegen entweder in unmittelbarer Nähe voneinander, oder sie fallen miteinander ganz und gar zusammen. Wenn aber die Verbindungen der Nerven des M. rectus auf die oben hervorgehobenen Ursachen hinweisen (i. e. die Durcheinanderschiebungen von Zellkomplexen benachbarter Somite), dann ist es ja einleuchtend, dass die mit ihnen innig zusammenhängenden Verbindungen, woraus die Peritonealnerven hervorgehen, auch auf dieselben Ursachen zurückgeführt werden müssen.

Ein Unterschied aber macht sich bei dieser Vergleichung der Innervation des Rektus und derjenigen des Peritoneum bemerkbar. Die Lagebeziehungen der Innervationsgebiete stimmen nicht überein. Zwar decken, was den 7. und 8. Interkostalnerven betrifft, die Ausbreitungen der Rektusnerven und diejenigen der Peritonealnerven einander so ziemlich; betreffend die Nn. intercostales 9, 10, 11, 12 aber sind die Innervationsgebiete im M. rectus weiter kaudalwärts als die entsprechenden im Peritoneum befindlichen verschoben. Infolge dessen ist z. B. die Verzweigung des 10. Interkostalnerven im Rektus unterhalb des Nabels, im Peritoneum oberhalb davon zu finden. Und bei genauer Prüfung findet man, dass (sowohl bei der Maus als beim Menschen) es als eine allgemein gültige Regel aufgestellt werden kann: so lange diese unteren Interkostalnerven in der Bauchwandmuskulatur oder ihrer Aponeurose verlaufen, zeigen sie eine kaudale Deviation, die, je weiter medial, um so stärker wird; seit dem Augenblick aber, wo die Zweige dieser Nerven durch die muskulöse Bauch-

wand hindurch ins Peritoneum eingetreten sind, wird ihre Richtung kephalwärts abgelenkt.

Diese eigentümlichen Verlaufsrichtungen sind wohl so zu erklären, dass der Peritonealüberzug und die Muskulatur der Bauchwand sich nicht im gleichen Masse während des Wachstums haben dehnen und verschieben lassen. Die Muskulatur der Bauchwand, die (der Rektus schon seit der 6. Fötalwoche)[1]) an die Beckenanlage befestigt ist, ist ja dadurch nach unten viel stärker als das Peritoneum fest gehalten. Folglich, da während der Längenzunahme des Rumpfes die fötale Achsenkrümmung durch die zunehmende Streckung des Rückens und Senkung des Beckens sich aufrichtet, muss die kaudale Dehnung stärker die muskulöse Bauchwand, denn das Peritoneum beeinflussen.

Ist dem so, dann ergiebt sich hieraus auch die Erklärung für ein eigentümliches Verhältnis, das beim Menschen sowohl wie bei der Maus durchgehends anzutreffen ist, und das mir oft als Fingerzeig gedient hat, die Peritonealnerven zu finden. Die grössten Peritonealnerven gehen nämlich in der Regel bei der Maus von dem kaudalen Teile der Anastomosenbogen zwischen den Interkostalnerven in der Bauchwand aus, und beim Menschen von den am meisten kaudal verlaufenden Zweigen in jeder Interkostalnervengruppe. Denn gerade so wie diese eben erwähnten kaudalen Interkostalnervenzweige gerade diejenigen sind, die am weitesten von den übrigen Nerven derselben Gruppe verschleppt worden sind, so sind auch diese Peritonealnerven am weitesten kaudal von ihrem Verbreitungsgebiete im Peritoneum verschleppt worden. Hieraus erklärt sich somit nicht nur ihre kephale Deviation, sondern auch ihre grössere Länge.

[1]) Bardeen and Lewis: Develop. of Limbs, Bodywall and Back in Man. Amer. Journ. of Anat. 1901. II. 1. pag. 26.

Zusammenfassung.

Ursprung der Peritonealnerven: Wenn Nn. intercostales die Rami perforantes laterales und im Zusammenhang damit die Nerven des M. obl. abd. ext. abgegeben haben, entsenden sie während ihres Verlaufes in der Bauchwand fort und fort Nervenzweige, die nicht nur die Haut und die Mm. obl. int., transv. und rectus, sondern auch das Peritoneum der vorderen Bauchwand versorgen. Ebenfalls aus den ersten Lumbalnerven, den Nn. ilio-hypogastricus und ilio-inguinales, werden nicht nur die Haut und die Mm. obl. abd. int. und transv., sondern ausserdem auch das Peritoneum des kaudalen Teiles der Bauchwand innerviert.

Die Peritonealnerven gehen hervor, teils direkt aus kleinen Zweigen der Interkostal- u. Lumbalnerven teils (die grössten) aus Verbindungen zwischen je zwei Interkostalnerven bezw. Lumbalnerven, die an der äusseren Oberfläche oder in der Muskulatur oder (die am meisten kephalen) an der inneren Fläche des M. transv. verlaufen.

Eintritt in das Peritoneum. In den lateralen Teilen der vorderen Bauchwand treten die Nerven ins Peritoneum meistenteils mehr verstreut ein; in dem medialen aber sind sie in Gruppen gesammelt, die in der Nähe des lateralen Rektusrandes emportreten.

Verlauf: In den lateralen Teilen des Peritoneum ist der Verlauf der Nerven mehr variabel; in dem medialen Teile aber sind die Nervengruppen im grossen und ganzen medial-kephal gerichtet, biegen jedoch unweit der Mittellinie sowie in dem am meisten kaudalen Teile der Bauchwand in kranialer oder kaudaler Richtung um.

V e r z w e i g u n g: Die Nerven verzweigen sich im Peritoneum wiederholt, und ihre Fasern sind sowohl in kranio-kaudaler als medial-lateraler Richtung stark auseinander gezerrt und gedehnt worden, wodurch weit ausgedehnte Netz- und Schlingenbildungen sowohl in der Subserosa als in der Serosa zu stande gekommen sind.

A b g r e n z u n g: Die Nerven jeder Gruppe des medialen Teiles der Bauchwand, die trotz der Zerrung und Dehnung den Zusammenhang miteinander sehr getreu beibehalten haben, weisen eine ziemlich deutliche Abgrenzung von den Nerven benachbarter Gruppen auf.

E n d u n g s a r t: Während des Verlaufes im subserösen Gewebe und Peritoneum geben die Nerven fort und fort Zweige ab, die in folgender Weise enden: in perivaskulären und intermuskulären Netzen und varikösen Fädchen an den Gefässen der Subserosa und Serosa; in feinen marklosen Netzen, die sich zwischen den Gefässen der Subserosa und Serosa vorfinden und den perivaskulären Netzen sehr ähnlich sind, mit denen sie auch (mitunter) einen Zusammenhang zeigen; in Endbulben und anderen lamellösen Nervenendkörperchen, die den V a t e r - P a c i n i schen Körperchen sehr ähnlich sind, und sich sowohl in der Subserosa als in der Serosa vorfinden, gesammelt jedoch nur innerhalb bestimmter bandförmiger transversal über die Bauchwand verlaufender Felder; in gröberen marklosen subepithelialen Netzgebilden, die, innerhalb ihrer Maschen noch kleinmaschigere Netze bilden.

Durch diese Untersuchungen hat sich auch ergeben, dass N. phrenicus mit der Innervation des Peritoneum der vorderen Bauchwand nichts zu thun hat, dass die Interkostalnerven aber nicht nur die vordere Bauchwand, sondern auch den Rippenrandteil des Diaphragma mit Peritonealnerven versorgen.

Vergl. übrigens Figur VII, die einen topographischen Überblick liefert!

Am Schlusse möchte ich den hochverehrten Herren, die diese meine Untersuchungen liebenswürdigst unterstützt haben, meinen tiefgefühlten Dank aussprechen!

In dem anatomischen Institute zu Uppsala wurde diese Arbeit begonnen, in den Instituten zu Leipzig und Halle wurde mir während einer Studienreise (1902) gütigst Gelegenheit gegeben sie fortzusetzen. Bei weitem der grösste Teil der Arbeit wurde jedoch im Institute zu Lund vollbracht und hier wurde sie auch zu Ende geführt. Überall sind mir das notwendige Untersuchungsmaterial sowie die Hilfsquellen der Institute mit grösster Zuvorkommenheit von den Herren Chefs zur Verfügung gestellt worden.

Daher gedenke ich mit dem Gefühle innigster Dankbarkeit der Herren: Prof. J. A. Hammar (Uppsala); Geheimrat W. His† und Prof. W. Spalteholz (Leipzig); Geheimrat W. Roux und Prof. P. Eisler (Halle). Ganz besonderen Dank schulde ich dem Herrn Prof. C. M. Fürst (Lund), der während zweier Jahre durch warmes Interesse und ständige Hilfsbereitschaft meine Arbeit höchst wesentlich erleichtert hat.

Auch Fräulein L. Bergklint, die mir bei dem Reinzeichnen der oft sehr komplizierten Tafeln geholfen hat, möchte ich an dieser Stelle herzlich danken.

Erklärung der Abbildungen.

Figur I.

Die Verteilung der Muskelnerven in der (linken) vorderen und lateralen Bauchwand von Maus Nr. 1. Von der Peritonealfläche aus gesehen.

Präparation: Mazeration und Färbung durch Hämatoxylin nach Sihler.

Grundzeichnung: Unter Anwendung vom Edingerschen Projekt-App. (ca. 10fache Vergrösserung).

Nachzeichnung: Unter Anwendung vom Mayerschen Präp.-Stativ und Zeiss' Aplanat. Lupe Nr. 9.

Brw. Der kaudale Teil der linken vorderen und lateralen Brustwand.
Bw. Die vordere und laterale Bauchwand.
M. Rr. Der mediale Rektusrand.
L. Rr. Der laterale Rektusrand.
Nb. Der Nabel.
A. ep. s. Art. epigastr. sup.
R. a. c. i. Ram. asc. art. circ. il. prof. oder art. il.-lumb.
Icstn. Interkostalnerv.
Ln. Lumbalnerv.
Anst. abd. Anastomosenschlinge der Interkostal- bezw. Lumbalnervenäste. Die aus diesen Anastomosenschlingen sich abspaltenden Muskelzweige sind nur teilweise mitgenommen um die Zeichnung zu vereinfachen.
Htn. Hautnerv, kurz abgeschnitten, grün.
Extn. Nerv für M. obl. abd. ext., grün und rot.
Intn. u. Trn. Nerv für Mm. obl. abd. int. und transv., rot.
Rn. Nerv für M. rectus abd., rot.
a), b) Stellen, wo die Anastomosenschlingen der Nerven des M. obl. int. und des M. transv. einander kreuzen ohne zusammenzuschmelzen.
p. Eintrittstellen der Peritonealnerven.

Figur II.

Die Verteilung und der Verlauf der Peritonealnerven der rechten vorderen und lateralen Bauchwand einer Maus. Von der Peritonealfläche aus gesehen.

Das Präparat war nach der vitalen Methylenblaumethode gefärbt.

Die Grundzeichnung ist unter Mayers Präpariermikroskop und Zeiss Aplanat, Lupe Nr. 9 (die Vergrösserung ungefähr 6fach); die Nachzeichnung unter Mikroskop, zuerst mit 50facher und nachher mit 100facher Vergrösserung gemacht.

Rb. Der Rippenbogen.
M. Rr. Der mediale Rektusrand.
L. Rr. Der laterale Rektusrand.
V. Trr. Der ventrale Rand der Muskulatur des M. transv.
Nb. Der Nabel.
Icstn. Interkostalnerv.
Ln. Lumbalnerv.
Anst. Anastomosenschlinge der Interkostal- bezw. Lumbalnervenäste.
Prtn. Peritonealnerv (schwarz). (Das Kaliber etwas vergrössert. Siehe den Text.) Die Anastomosenschlingen, aus denen die Peritonealnerven entspringen, haben sich in einigen Fällen sehr vollständig, in anderen nur teilweise gefärbt.
A. ep. p. Art. epigastrica profunda.
Icstg. Interkostalgefäss.
R. a. c. i. Ramus asc. art. circumfl. il. oder art. il-lumb.

Figur III.

Die rechte Brust- und Bauchwand von der Maus Nr. 7. Von der Peritonealfläche aus gesehen.

Das Präparat war zuerst durch Essigsäure und nachher durch Überosmiumsäure behandelt.

Die Grundzeichnung ist bei Benutzung vom Mayerschen Präparierstativ und Lupe Nr. 9 (= beinahe 6facher Vergrösserung) und Abbés Camera; die Nachzeichnung bei Anwendung von Hartnacks Mikroskop Obj. 4, Okul. 1 à 4 [= 60 à 150facher Vergrösserung) gemacht.

Brw. Die Brustwand, deren medialer Teil und einige Interstitien des lateralen Teiles in Arbeit genommen sind.
Dph. Das Diaphragma, kurz abgeschnitten.
Bw. Die Bauchwand, deren mediale und kephale Teile bearbeitet sind. Ausser den Interkostalnervenstämmen sind nur die oberflächlichen Nervenanastomosenschlingen mitgenommen, welche die Nerven des M. transv. und des Peritoneum abgeben.
Nb. Der Nabel.
L. Rr. Der laterale Rand des M. rectus abd.

M. Trr. Der mediale Rand der Muskulatur des M. transv. abd.

Ing. Die Inguinalgegend. Hier ist die Bauchwand vom M. rectus etwas losgetrennt, um die durch die Zerrung des Lig. Poup. entstandenen Falten auszustreichen.

Icstn. Interkostalnerv (rot).

Ln. Lumbalnerv (rot).

Anst. th. Anastomosenschlinge der Interkostalnervenäste des M. transv. thoracis·

Anst. scst. Anastomosenschlinge der Icstn. des M. subcostalis.

Anst. icst. Anastomosenschlinge der Icstn. der Mm. intercost., welche indessen nur in einigen Interstitien wiedergegeben sind.

Anst. abd. Anastomosenschlinge der Interkostal- und Lumbalnervenäste des M. transv. abd., welche nur im medialen Teil der Bauchwand wiedergegeben sind.

Anst. st. c. Anastomosenschlinge des letzten Interkostalnerven der Brw. und des ersten Icstn. der Bw. an der Spalte zwischen Pars sternalis und Pars costalis diaphragmatis.

Rn. Nerv für M. rectus abdom.

Prtn. Peritonealnerv (schwarz). Das Kaliber ist etwas vergrössert.

Figur IV.

Peritonealnerv aus einer Anastomosenschlinge zwischen zwei (11 u. 12) Thorakalnerven am lateralen Rektusrand hervorgehend.

Diese Tafel ist nach dem Präparat der linken Bauchwand von der Maus Nr. 10 gezeichnet, das durch Essigsäure und Glyzerin behandelt worden war. Die Grundzeichnung ist bei Benutzung von Hartnacks Mikroskop Obj. 2, Okul. 3 (45fache Vergrösserung) und Abbéschem Zeichenapparat, die Nachzeichnung bei Benutzung von Hartnacks Mikroskop Obj. 4, Okul. 3 und 4 gemacht. Nachher ist die Tafel bis auf die Hälfte verkleinert.

L. Rr. Der laterale Rand des M. rectus abd.

A. ep. p. Art. epigastr. profunda.

Extn. Nerv, der dem M. obl. abd. ext. Nervenzweige abgiebt (grün und rot).

Thn. Der Ramus anterior (Interkostalnerv) eines Thorakalnerven in der Bauchwand (rot).

Anst. int. Anastomosenschlinge, die die Nerven für M. obl. abd. int. abgiebt (rot).

Ast. tr. Anastomosenschlinge, die die Nerven für M. transv. abd. abgiebt (rot). Andeutungsweise sind die von einigen Anastomosenschlingen entspringenden Nervenzweige markiert:

i. Nervenzweige für M. obl. int.

t. Nervenzweige für M. transv.

Prtn. Peritonealnerv aus derselben Anastomosenschlinge wie die Nerven des M. transv. hervorgehend (schwarz).

Figur V.

Die Sternokostalteile des Diaphragma von Maus Nr. 9. Von der Peritonealoberfläche aus gesehen.

Behandlung mit Essigsäure und Überosmiumsäure. Zeichnung bei Anwendung vom Mayerschen Präparierstativ und Zeissschen Aplanat, Lupe Nr. 9 und Abbéschen Zeichenapparat (6fache Vergrösserung); Nachzeichnung bei Hartnacks Mikroskop Obj. 2, Okul. 1 und Obj. 4, Okul. 3 und 4.

Rechte St.-C.-teil. Der rechte Sternokostalteil des Diaphragma.

Linke St.-C.-teil Der linke Sternokostalteil des Diaphragma.

Z. Die Grenze zwischen den beiden Diaphragmahälften.

Vnt. Der ventrale Teil des Diaphragma (in einer geringen Entfernung von der Brustwand abgeschnitten).

Lt. Der laterale Teil des Diaphragma (in einer geringen Entfernung von der Brustwand abgeschnitten).

Ct. Centrum tendineum.

V. c. i. For. pro. vena cava inf.

Phrt. Die Teilung des Phrenicus an der Pleuraoberfläche des Diaphragma, hier durch das Zwerchfell gesehen, deshalb rot gestrichelt dargestellt.

Va. Der ventrale Ast des Phrenicus.

La. Der laterale Ast des Phrenicus.

Da. Der dorsale Ast des Phrenicus, kurz abgeschnitten. Partes lumbales Diaphragmatis sind fortgelassen.

Phr. rot ausgezogen. Der Phrenicus an der Peritonealoberfläche des Diaphragma.

Phrm. Der Phrenicus und seine Muskelzweige in der Substanz des Diaphragma gesehen; deshalb rot punktiert.

Icstn. Einige Interkostalnervenfädchen dicht an einem Interkostalgefäss verlaufend.

Smpn. Marklose Nervenfäden dicht an einem Aste der Art. phrenic. verlaufend.

Figur VI.

Die Peritonealinnervation der Epigastriumgegend und des Grenzgebietes zwischen dem Diaphragma und der Bauchwand von einem Kinde. Von der Peritonealfläche aus gesehen.

Das Bild stammt von demselben Präparat (der rechten Brust- und Bauchwand) wie Figur VII, und ist in derselben Weise gezeichnet worden, jedoch von der entgegengesetzten Seite, der Peritonealfläche aus!

Epg. Die Peritonealoberfläche der Epigastriumgegend der vorderen Bauchwand.

P. st. D. Pars sternalis Diaphragmatis, der rechten Hälfte, von unten gesehen.

P. c. D. Pars costalis Diaphragmatis, der rechten Hälfte, von unten gesehen.

V. umb. Lig. falciforme hepatis samt der Vena umbilicalis.

IX

Fig. X

6 i. Zwei Zweige des 6. Interkostalnerven und

7 i. Ein Zweig des 7. Interkostalnerven, die soeben den Diaphragmaursprung durchbohrt haben, dicht unterhalb des Diaphragma an der inneren Fläche des M. transv. anastomosieren und die Peritonealnerven (Prtn., schwarz) abgeben, die das Bauchfell der Epigastriumgegend und des Ursprungsrandes des Diaphragma innervieren.

8 i. Zweige des 8. Interkostalnerven, die unterhalb des Diaphragma in der Muskulatur des M. transv. mit einem Zweige des 7. Interkostalnerven anastomosieren und das Peritoneum weiter kaudal vom Diaphragma („in der Richtung gegen den Nabel") versorgen.

9 i. Zweige des 9. Interkostalnerven, die ebenfalls unterhalb des Diaphragma Peritonealnerven für das Grenzgebiet des Diaphragma und der Bauch wand entsenden und sich nachher mit Zweigen des 8. Interkostalnerven in der Muskulatur des M. transv. verbinden und an das Peritoneum der vorderen Bauchwand Nerven abgeben.

Prtn. Peritonealnerv (schwarz).

Phv. Ramus ventralis N. phrenic., dessen Fasern sich in die Muskulatur des Diaphragma (rot punktiert) und in den Peritonealüberzug der unteren Diaphragmaoberfläche (Prtn. schwarz) verteilen.

Phl. Ram. lat. N. phrenic. (kurz abgeschnitten).

Figur VII.

Die Verteilung und der Verlauf der Interkostal- und Lumbalnerven in (den Musc. transv. und rectus und im Peritoneum) der rechten Bauchwand eines ausgetragenen Kindes (Länge 57 cm). Von vorn gesehen. Die Mm. obl. abd. ext. und int. sind entfernt.

Das Präparat war durch die Sihlersche Mazerationsflüssigkeit behandelt und durch Glyzerin aufgehellt.

Die Grundzeichnung ist in Naturgrösse aufgenommen; nachher sind die feineren Nerven (besonders alle Peritonealnerven), je nachdem sie unter der Lupe mit 3—6—10 facher Vergrösserung hervorpräpariert worden, in die Originalskizze (mit dem Zirkel) eingetragen. Deshalb sind die Kaliberverhältnisse der Nerven nicht exakt.

K.-K.-gr. Die Knochen-Knorpelgrenze der 7. Rippe.

L. Rr. Der laterale Rand des M. rectus abd.

Riscrpt. Inscriptio tendinea des M. rect.

Nb. Der Nabel.

O. pub. Os pubis.

Cr. il. Crista iliaca.

Sp. il. p. Spina il. post. sup.

Sp. il. a. Spina il. ant. sup.

L. ing. (P.). Lig. inguinale (Poup.).

F. sp. Funiculus spermaticus.

V. Trr. Der ventrale Rand der Muskulatur des M. transv.

D. Trr. Der dorsale Rand der Muskulatur des M. transv.

Icst.n Interkostalnerv u. I. L. Der erste Lumbalnerv. Wenn sie in der Thoraxwand oder hinter den Rippenknorpeln verlaufen, sind sie gestrichelt; wenn sie auf der Oberfläche des M. transv. oder des M. rect., erscheinen, sind sie voll ausgezogen; wenn sie hinter den M. rectus eingedrungen, wieder gestrichelt; wenn sie in die Substanz (Muskulatur oder Sehne) des M. transv. oder rectus eingetaucht, punktiert.

Prtn. Peritonealnerv (schwarz).

P. Pacin-Körperchen.

p. Eintrittstelle eines kleinen Peritonealnerven.

Htn. Hautnerv (grau).

Rpfa. Ram. perfor. ant.

Rpfl. Ram. perfor. lat. mit Hautnerven (grau) und Nerven für M. obl. abd. ext. (rot).

Figur VIII.

Die Peritonealnerven der linken vorderen Bauchwand eines neugeborenen Kindes. Von der Peritonealfläche aus gesehen. Diese Tafel giebt — um die Reproduktion zu erleichtern — nur den mittleren Teil jener grossen Tafel wieder, die ich auf dem Anat. Kongress in Jena l. J. vorgelegt habe.

Das Präparat war nach der vitalen Methylenblau-Methode behandelt. Injektion der Farbstofflösung in Aorta thor. desc.

Die Grundzeichnung ist unter Anwendung von einem Präpariermikroskop von Mayer und der Zeissschen Aplanat. Lupe Nr. 9 und Abbéschen Camera gemacht. (Die Vergrösserung ca. 6fach.)

Die Nachzeichnung ist unter Harnacks Mikroskop, Obj. 2 und 4, Okul. 1 3 und 4 gemacht.

Ep. Epigastrium (nur der untere Teil).

Symph. Symphysengegend.

Nb. Nabelgegend.

L. Rr. Die Lage des lateralen Randes des M. rectus angedeutet.

L. s. S. Linea semilunaris (Spigeli).

Icst. Interkostalnervenäste bei der Entfernung des M. rectus kurz abgeschnitten (grau).

Icstn. (9, 10 u. 11, 11 u. 12) Gruppen von Peritonealnerven, die von bezw. 9., 10. und 11., 11. und 12. Interkostalnerven sich abgespaltet haben.

Tf. Prtn. Tiefe Peritonealnerven i. e., die im subserösen Gewebe verlaufen (rot). Die von diesen abzweigenden Gefässnerven sind nur angedeutet (rot punktiert).

Obfl. Prtn. Oberflächliche Peritonealnerven, d. h. solche, die nahe unter dem Peritonealepithel verlaufen (schwarz). Die von diesen abzweigenden Gefässnerven sind nur angedeutet (schwarz punktiert).

Prtntz. Peritonealnervennetz von den oberflächlichen Peritonealnerven (z. B. b) von α, β, γ) gebildet.

Prtnschl. Peritonealnervenschlingen von den oberflächlichen Peritonealnerven (z. B. von δ, ε, ζ, η) gebildet.

C. lam. Nervenendkörperchen im subserösen Gewebe oder in der tiefen Schicht des Peritoneum (rot); nahe unter dem Peritonealepithel (schwarz).

1, 2, 3, 4, 5. Die Nervenendkörperchen, die in der Fig. XI wiedergegeben sind.

Figur IX.

Perivaskuläre und intermuskuläre Nervennetze und damit zusammenhängende feine Netzbildungen in der Subserosa.

Das Bild stammt von dem vital. Methylenblau-Präp. Nr. 6 von Kind. Gezeichnet bei Anwendung von Hartnacks Mikroskop Obj. 4, Okul. 3 und Abbés Camera (ca. 100 fache Vergrösserung); nachher bis auf die Hälfte verkleinert.

Tf. Prtn. In der Subserosa verlaufende Nerven, die den Gefässen markhaltige und marklose Nervenfasern zusenden.

Pvntz. Perivaskulares Nervennetz.

Imntz. Intermuskuläre Nervenfasern, die sich an die Muskelzellen der Tunica media anschliessen.

Ssntz. Feinfaseriges Nervennetz in der Subserosa, das mit einem tief verlaufenden Peritonealnerv und einem perivaskulären Netze zusammenhängt.

Figur X.

Teil eines grobfaserigen subepithelialen Netzgebildes.

Stammt aus dem vital. Methylenblau-Präp. Nr. 6 von Kind (s. Fig. VIII bei Prtntz.!). Gezeichnet bei Anwendung von Hartnacks Mikroskop, Obj. 4, Okul. 4 und Abbés Camera (ca. 150 fache Vergrösserung); nachher bis auf die Hälfte verkleinert.

Obfl. Prtn. Die aus markhaltigen und marklosen Nervenfasern zusammengesetzten Peritonealnervenäste, welche in das Netz zusammenlaufen.

Nzn. Die innerhalb der Maschen des grossen Netzes verästelnden marklosen Nervenzweigchen mit ihren feinen Ausläufern und rundlichen Anschwellungen.

Ep. Der Kern einer Peritonealepithelzelle.

Figur XI.

Lamellöse Nervenendkörperchen, Gefässnerven und damit zusammenhängende feine subepitheliale Netzbildungen.

Stammt aus dem vital. Methylenblau-Präp. Nr. 6 von Kind (s. Fig. VIII. bei 1, 2, 3, 4, 5). In gleicher Weise wie die vorige Figur gezeichnet und verkleinert.

Tf. Prtn. Ein grosser in der Subserosa verlaufender Nerv, der bei * einen oberflächlichen Peritonealnerven abgiebt. (Er ist so tief unter dem Niveau der übrigen Bildungen dieser Figur belegen, dass er nur bei Herabdrehung der Mikrometerschraube sichtbar wird.)

Obfl. Prtn. Ein markhaltiger Nervenzweig, der in flacher Spiralentour in die Serosa heraufkommend, in Fasern zerfällt, die in verschiedener Weise enden. (Er ist bei y abgeschnitten und setzt sich bei z. fort.)

1, 2, 3, 4, 5. Lamellöse Nervenendkörperchen.

Zgfntz. Feine sub- oder intraepitheliale Netzbildungen, deren Fortsetzungen sich an Gefässe anschliessen. (Die bei m abgeschnittene Faser setzt sich bei n fort.)

Gf. Gefäss in der Serosa verlaufend.

Ep. Peritonealepithelzelle.

Litteratur-Verzeichnis.

1. Aeby, Chr., Der Bau des menschlichen Körpers. Leipzig 1871.
2. Arnold, Fr., Handbuch der Anatomie des Menschen. Freiburg i. Br. 1844—1851.
3. Bajard, Dissertation sur les phlegmastic. membranes séreuses. Thèse de la Faculte de Médecine de Paris 1818. (Nach Robinson.)
4. Bardeen, Ch. R., The growth and Histogenesis of the cerebrospinal nerves in Mammals. Amer. Journ. of Anat. Vol. II. Nr. 2. 1903.
5. Bardeen and Lewis, Development of the limbs, bodywall and back in man. The Amer. Journ. of Anat. Vol. I. Nr. 1. 1901. pag. 1—36.
6. Beaunis et Bouchard, Nouveaux éléments d'anatomie déscriptive et d'embryologie. 3 édition. Paris 1880.
7. Bloch, Oscar, Om Indskränkning i Anvendelse af Inhalationsanästesie. Nord. Med. Ark. 1899. Nr. 33.
8. Bourgery, M., Mémoire sur les nerfs des membranes séreuses en général, et sur ceux du péritoine en particulier chez l'homme. Compt. rend. de l'Acad. des scienc. Tom. XXI. Paris 1845. pag. 566.
9. Broesike, G., Lehrbuch der normalen Anatomie des menschlichen Körpers. Berlin 1904.
10. Cunningham, D. J., Manual of practical anatomy. 2 edition. Edinburgh and London 1901.
11. Cyon, E., Über die Nerven des Peritoneum. Arb. a. d. physiol. Anst. z. Leipzig (1868) 1869. III. S. 104—112. (Nach Robinson.)
12. Dogiel, A. S., Die Nervenendigungen im Bauchfell, in den Sehnen, den Muskelspindeln und dem Centrum tendineum des Diaphragmas beim Menschen und bei Säugetieren. Arch. f. mikrosk. Anatom. Bd. 59. (1902) 1. S. 1 u. folg.
13. Eisler, P., Über die Ursache der Geflechtbildung an den peripheren Nerven. Verh. d. Anat. Ges. 1902. S. 200—207.
14. — Grundriss der Anatomie des Menschen. Stuttgart 1893.
15. Finkam, Über die Nervenendigungen des grossen Netzes. Göttingen 1873. (Nach Robinson.)

16. Fürst, C. M., Om nerverna i Iris. Nord. Med. Ark. 1880. Bd. XII. Nr. 19.
17. Gad, J., Über eine leichte und sichere Methode, die Nervenendigungen an Muskelfasern und Gefässen nachzuweisen. (Nach Chr. Sihler.) Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. Jahrg. 1895.
18. Gegenbauer, C., Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 7. Aufl. Leipzig 1903.
19. Haller, Albert v., De partibus corporis humani sensilibus et irritabilibus in Commentarii societatis regiae scientiarum Gottingensis. Tom. II. Göttingen 1753.
20. — Elementa physiologiae corporis humani. Lausanne u. Bern 1757—1766.
21. Hasse, C., Haudatlas der sensiblen und motorischen Gebiete der Hirn- und Rückenmarksnerven. Wiesbaden 1895; 2. Aufl. Wiesbaden 1900.
22. Heath, Practical Anatomy. 9 edition. (Lane) London 1902.
23. Henke, W., Handatlas und Anleitung zum Studium der Anatomie des Menschen. Berlin 1888—1889.
24. Henle, J., Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. Braunschweig 1855—1871.
25. — Anatomischer Handatlas. Braunschweig 1874—1877.
26. — Grundriss der Anatomie des Menschen. Braunschweig 1880.
27. Hirschfeld, L. et Leveillé, Névrologie ou description et iconographie de système nerveux de l'homme. Paris 1853.
28. Hollstein, L., Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 5. Aufl. Berlin 1873.
29. Jullien, L., Contrib. à l'étude du péritoine, ses nerfs et leurs terminaisons. Lyon méd. 1872. pag. 371. (Nach Testut u. Robinson.)
30. Krause, C. Fr. Th., Handbuch der menschlichen Anatomie. Dritte bearb. Aufl. v. W. Krause, Hannover 1876, 1879, 1880.
31. Kytmanof, K. A., Über die Nervenendigungen in den Lympfgefässen der Säugetiere. Anat. Anz. 1901. Bd. XIX. Nr. 15.
32. Lennander, K. G., Om Känseln inom peritonealhålan. Uppsala Lkf. Fh. Ny. Följd. Bd. 6. 1901. H. 5 u. 6.
33. — Iakttagelser õfver känseln i bukhålan. Hygiea 1901.
34. — Beobachtungen über die Sensibilität in der Bauchhöhle. Mitteil. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. Bd. 10. 1902. H. 1 u. 2.
35. — Fortsatta studier õfver känseln i organ och väfnader. Uppsala Lkf. Fh. Ny Följd. Bd. 9. 1903. H. 1.
36. Luschka, Hubert, Die Anatomie des Menschen. I. Bd. 2. Abt. Die Brust. Tübingen 1863. II. Bd. 1. Abt. Der Bauch. Tübingen 1863.
37. Merkel-Henle, Grundriss der Anatomie des Menschen. Text u. Atlas. Braunschweig 1901.
38. Meyer, Hermann, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 3. Auflage. Leipzig 1873.
39. Morris, H., A. treatise on human anatomy. 3 edit. London 1902.
40. Poirier. P., Traité d'Anatomie humaine. Paris 1894—1900.

41. Quains (Schafer and Thane), Elements of Anatomy. 10 edit. London 1890—1896.
42. Ramström, M., En undersökning öfver nervfördelningen i främre bukväggen i syn. i dess peritoneum. Hygiea 1904.
43. — Über die Innervation des Peritoneum der vorderen Bauchwand. Verhandl. d. Anat. Ges. 1904. S. 44 f.
44. Rauber, A., Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 6. Auflage. Leipzig 1903.
45. Retzius, G., Biologische Untersuchungen. N. F. III. Stockholm 1892.
46. Richet, Charles, Dictionnaire de Physiologie. Paris 1895—1904.
47. Robinson, Byron, The peritoneum Part I Histology and Physiology. Chicago. 2 edit. 1899.
48. Rüdinger, Atlas des peripheren Nervensystems des menschlichen Körpers. München 1867.
49. Schultze, Oskar, Atlas und Grundriss der topographischen und angewandten Anatomie. München 1903.
50. Schwalbe, G., Lehrbuch der Neurologie. Erlangen 1881.
51. Sihler, Chr., A Description of a simple and reliable Method to trace the nerves in the muscle. Cleveland Med. G. Vol. 10. Nr. 6.
52. Spalteholz, W., Handatlas der Anatomie des Menschen. III. Bd. Leipzig 1903.
53 Testut, L., Traité d'anatomie humaine. Paris 1889—1894.
54. Timofejew, D. A., Über die Nervenendigungen im Bauchfell und in dem Diaphragma der Säugetiere. Arch. f. Mikrosk. Anat. u. Entw. 1902. Bd. 59. S. 629—646.
55. Toldt, C., Anatomischer Atlas. Berlin u. Wien 1896—1900.
56. Zuckerkandl, E., Atlas der topographischen Anatomie des Menschen. Wien u. Leipzig 1900—1904.

Aus dem anatomischen Institute der Universität Innsbruck.

ÜBER DIE
ANLAGE
DER
LUNGEN, SOWIE DER ULTIMOBRANCHIALEN (POSTBRANCHIALEN, SUPRAPERIKARDIALEN) KÖRPER
BEI
ANUREN AMPHIBIEN.

VON

ALFRED GREIL.

Hierzu die Tafeln 46/50.

Goette (9, 10) und Spengel (19) haben bekanntlich in neuerer Zeit das Problem vom Ursprunge der Lungen in den Vordergrund des Interesses gerückt und auf Grund einiger Befunde bei Bombinator und anderen Formen in geistreicher Weise zu lösen versucht. Zwei Horizontalschnitte durch Unkenlarven, die Goette vor 30 Jahren in seiner Entwickelungsgeschichte der Unke abgebildet und beschrieben hatte, bilden eine der Grundlagen der von diesen Forschern vorgetragenen Hypothese, dass die Lungen aus hinteren Kiementaschen hervorgegangen seien. Goette präzisiert seine Angaben genauer und zwar dahingehend, dass die Lungen der Amphibien dem sechsten Schlundtaschenpaare entsprechen. (l. c. S. 55.)

Ich habe nun bereits in einer vorläufigen Mitteilung (7) meine Bedenken gegen diese Auffassung geltend gemacht und zwar vor allem mit Rücksicht darauf, dass, wie ich an anderer Stelle (6) mitgeteilt habe, kranial von den Lungenanlagen sowohl bei anuren, wie urodelen Amphibien sechste Schlundtaschen zur Ausbildung kommen, aus denen einzig und allein die von mir als ultimobranchiale Körper bezeichneten Gebilde ihren Ursprung nehmen. — So forderten denn die Angaben Goettes zu einer erneuten, mit den Hilfsmitteln der modernen Technik ausgeführten Untersuchung der ersten Anlagen der Lungen bei Bombinator auf, deren Ergebnisse ich im folgenden ausführlich darlegen will. — Im Anschlusse daran werde ich die Anlage der,

später als die Lungen auftretenden ultimobranchialen — alias postbranchialen, supraperikardialen — Körper einiger Anuren genauer beschreiben. Die korrespondierenden Gebilde der Urodelen werden in einer bereits dem Abschlusse nahen, grösseren Arbeit zur Sprache kommen. Untersucht wurden folgende Formen: Bombinator igneus, Rana temporaria und esculenta, Bufo vulgaris und variabilis, Hyla arborea. — Die Darstellung der Entwickelung der Lungen bezieht sich zunächst auf Bombinator, eine für die Untersuchung dieser Verhältnisse besonders geeignete Species.

Um eine richtige Vorstellung von dem Verhalten der ersten Anlagen der Lungen und ihrer Beziehungen zum Kiemendarme zu erzielen, erwies es sich als notwendig, einen Überblick über den gesamten, jeweilig differenzierten vorderen Darmabschnitt zu geben. Ich habe daher für die in Betracht kommenden Entwickelungsstadien eine Reihe von Modellen dieses Darmteiles angefertigt, der nach rückwärts durch die Dotterzellenmasse eine natürliche Begrenzung erhält. Dieser Darmteil setzt sich aus zwei Abschnitten zusammen, nämlich aus der Anlage des Kiemendarmes und der des Vorderdarmes (Ösophagus, Magen). Im Bereiche des Vorderdarmes kommen auch die Luftwege im engeren Sinne zur Entwickelung. — Es wurde sowohl die — in frühen Entwickelungsstadien vom Entoderm repräsentierte — Darmwand[1]) selbst, als das Negativ ihrer inneren Oberfläche modelliert. Die Abbildungen der zu einander gehörigen Modelle sind auf Taf. 46—48 zusammengestellt und mit korrespondierenden Buchstaben bezeichnet. — Bei der Beschreibung dieser Modelle, sowie der auf Taf. 49/50 abgebildeten Schnittbilder werden auch einzelne Befunde zur Sprache kommen, die mit dem Thema der vorliegenden Arbeit nicht in unmittelbarem Zusammenhange

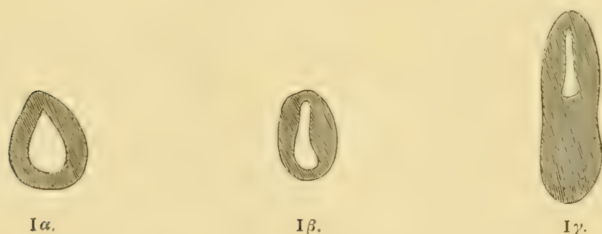
[1]) Auch in der Beschreibung späterer Stadien ist mit dem Ausdrucke „Darmwand" die vom Entoderm abstammende Epithelschichte gemeint.

stehen und an anderer Stelle gebührende Berücksichtigung finden werden.

Stadium I. Als jüngstes Stadium wählte ich Unkenlarven von 5 mm Körperlänge, mit ca. 23 Ursegmenten, die ihrer äusseren Gestalt nach, dem von Goette (9) auf Taf. 3 Fig. 47 abgebildeten Stadium entsprechen. Auf dieser Entwickelungsstufe weist der Kiemendarm (vgl. Fig. 1a Taf. 46, Kd.) bereits eine ansehnliche Längenausdehnung auf, während die Anlage des Vorderdarmes (V. d.) von einer schmalen, halsförmig eingeschnürten Wandzone repräsentiert wird, die den Übergang des Kiemendarmes in den noch nicht differenzierten Abschnitt des Urdarmes, sowie die Dotterzellenmasse (U. d., D. z. m.) vermittelt. An der seitlichen Wand des Kiemendarmes treten vier Schlundtaschen vor, von denen die letzte das Ektoderm noch nicht erreicht (vgl. Modell 1b, sowie den Frontalschnitt Fig. 2 Taf. 49/50; 1.—4. Schl. t.). Zwischen den ventralen Enden der beiden vorderen Schlundtaschenpaare tritt an der ventralen Wand des Kiemendarmes ein plumper, median gestellter Vorsprung vor, die erste Anlage, der Glandula thyreoidea (Th.). Von diesem Vorsprunge weg zieht eine mediane Leiste bis ans orale Ende des Darmes, welches dem Ektoderm innig angelagert erscheint. Letzteres ist im Bereiche der median gestellten Berührungszone an seiner äusseren Oberfläche etwas eingesunken, so dass man bereits von einer äusseren Mundbucht, oder besser Mundfurche (ä. M. f.) sprechen kann.

Beim Vergleiche der Abbildung 1a′ und 1a, der Taf. 46 zeigt sich, dass die innere Oberfläche des Kiemendarmes im allgemeinen mit dessen äusserer Oberfläche übereinstimmt. Der äusseren Mundfurche entsprechend, ladet das Modell nach vorne zu in eine scharfe Kante aus, das Negativ der inneren Mundbucht (i. M. B.). Ventral- und kaudalwärts von der ersten Schlundtasche (1. Schl. T.) findet sich eine median gestellte,

dütenförmige Ausladung des Bodens der Kiemendarmhöhle, die der Anlage der Glandula thyreoidea entspricht. — An den Binnenraum des Kiemendarmes schliesst sich der des Vorderdarmes an, welcher, wie die beistehende Textabbildung I α zeigt, an der Grenze gegen den Kiemendarm am Querschnitte birnförmig gestaltet erscheint und ventral sich erheblich erweitert. Nur wenige Schnitte, 30 μ, weiter kaudal (Schnittbild I β) treten die Seitenwände etwas näher aneinander und begrenzen so eine sagittal gestellte Spalte, die nur noch ventral nach den beiden Seiten hin etwas ausladet. Auch in der Ebene des Schnittes 1 γ wird der Binnenraum von einer ventral kolbenförmig erweiterten Spalte gebildet. — An der kaudalen Grenze



I α. I β. I γ.

des Vorderdarmes geht vom Darmlumen eine umfangreiche Bucht ab, die sich zuerst ventral-, dann caudalwärts wendet (vergl. Modellansicht 1a′ Taf. 46, v. D. B.). Ihre kaudale bezw. dorsale Wand wird von der Dotterzellenmasse (D. z. m.) gebildet, in welche sich die Bucht spaltförmig einsenkt. Wir wollen diese Bucht als ventrale Darmbucht bezeichnen (v. D. B.). Ihr Eingang wird kranial und zu beiden Seiten von der Wand des Vorderdarmes begrenzt. In diese seitlichen Wandabschnitte greifen nun zwei unscheinbare, rinnenförmige Ausladungen des Binnenraumes ein (vgl. Taf. 46 Fig. 1a′, L. r.), denen an der äusseren Oberfläche der Darmwand noch keinerlei Erhebungen entsprechen (vgl. Taf. 46 Fig. 1a). Diese rinnenförmigen Ausladungen repräsentieren nun die ersten Anlagen der Lungen und sollen

daher als Lungenrinnen (L. r.) bezeichnet werden. Sie verlaufen parallel mit der ventralen Wand des Vorderdarmes und bilden mit der Längsachse des Darmes kaudal- und ventralwärts offene Winkel von ca. 40°. Von den senkrecht auf die Achse des Darmes verlaufenden Schlundtaschen sind sie durch erhebliche Zwischenräume getrennt. Dies zeigt sich auch an frontal geführten Schnitten durch den Kiemen- und Vorderdarm (vgl. Taf. 49/50 Fig. 2; 4. Schl. t.; L. r.), an denen die gänzlich verschiedene Einstellung dieser Gebilde allerdings nicht so deutlich in die Erscheinung tritt.

Die Beziehungen des Darmes zu seiner dorsalen und ventralen Umgebung veranschaulicht der auf Taf. 49/50 Fig. 1 abgebildete mediane Sagittalschnitt. An diesem Schnitte zeigt sich, dass die dorsale Wand des Darmrohres der gestreckt verlaufenden Chorda (Ch.) und Hypochorda (H. ch.) im allgemeinen innig anliegt; nur im Bereiche des Vorderdarmes erscheint sie von diesen Gebilden durch mesodermale Zellen etwas abgehoben, welch letztere Material zur Bildung der Aorta dorsalis liefern. Vorne weist die dorsale Wand des Darmes eine der Vorwölbung des Vorderhirnes und der Hypophysis (H.) entsprechende Einsenkung auf. In der Nische, die von den ventralen Wandabschnitten des Kiemen- und Vorderdarmes gebildet wird, liegt die Perikardialhöhle, welche den, noch gestreckt verlaufenden Herzschlauch (Hz.) umschliesst. Dieser reicht kranialwärts bis an die Anlage der Glandula thyreoidea (Th.). Die ventrale Darmwand biegt also am Eingange in die ventrale Darmbucht rechtwinkelig in dorsoventraler Richtung um; die Umbiegungsstelle gehört noch dem Bereiche des Vorderdarmes an.

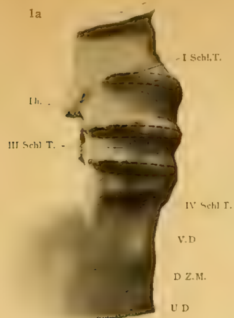
Stadium II. — Larven mit 5,5 mm Körperlänge und 27 Ursegmenten; an den ersten Branchialbögen treten ganz

kurze, ventralwärts umgebogene, stummelförmige Fortsätze vor, die Anlagen der lateralen (äusseren) Kiemen (vgl. Taf. 46, Fig. IIb, l. K.).

Der Kiemendarm erweist sich in seinen Dimensionen gegenüber dem des vorhergehenden Stadiums (vgl. Fig. 1a und 2a, 1b und 2b, Taf. 46) nur wenig verändert. An seinem oralen Ende zeigt sich, dass die äussere Mundfurche tiefer geworden ist und sich in ihrem mittleren Abschnitte nach beiden Seiten hin zu verbreitern beginnt. Die ersten Schlundtaschen erscheinen dorsal und ventral vom Ektoderm abgelöst (vgl. Fig. 2a, in welche die Berührungsstellen der Schlundtaschen mit dem Ektoderm gestrichelt eingetragen sind) und stehen mit demselben nur noch im Bereiche ihrer mittleren Abschnitte im Zusammenhange. Die vierten Schlundtaschen hingegen sind in ihrer ganzen Ausdehnung mit dem Ektoderm in Verbindung getreten. Hinter ihnen ist ein fünftes Schlundtaschenpaar (5. Schl. t.) zur Anlage gekommen. Diese Schlundtaschen erscheinen noch als ganz niedrige, ins vorgelagerte Mesoderm eindringende Falten der Darmwand (vgl. Frontalschnitt Fig. 4, Taf. 49/50).

Der Vorderdarm (V. d.) hat sich in kaudaler Richtung erheblich verlängert und so bildet nun seine ventrale Wand mit der benachbarten kranialen Wand der ventralen Darmbucht eine kaudalwärts einspringende Falte (vgl. auch Sagittalschnitt Fig. 3, Taf. 2), durch welche der Eingang in die ventrale Darmbucht v. D. B.) von der kranialen Seite her eingeengt erscheint (siehe Taf. 46, Fig. 2a). Wie der mediane Sagittalschnitt lehrt, ist in diese Falte der Venenschenkel des Herzens eingebettet. Der nicht eingefaltete Abschnitt der kranialen Wand der ventralen Darmbucht hat seine Einstellung unverändert beibehalten und befindet sich nach wie vor in einer transversalen Ebene, die zwischen dem zweiten und dritten Ursegmente hindurchgeht.

Am Eingange in die ventrale Darmbucht treten nun zu beiden Seiten die sogen. Lungenrinnen überaus deutlich in

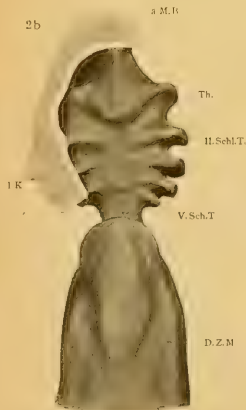








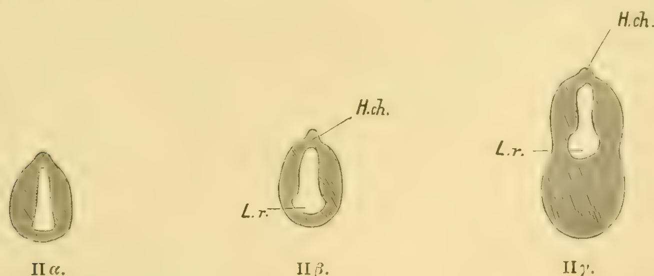




Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin W 35.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

die Erscheinung (vgl. Frontalschnitt Taf. 49/50, Fig 4, L. r.) sowie das Modell der inneren Darmoberfläche, Taf. 46, Fig. 2a). Am Frontalschnitte zeigt sich, dass die rechte Lungenrinne etwas tiefer eingreift als die linke und die Darmwand an der betreffenden Stelle auch schon nach aussen etwas vortritt, so dass daselbst der Vorderdarm gegen die Dotterzellenmasse deutlich abgesetzt erscheint. Das Ausgussmodell lehrt, dass die Lungenrinnen wie bei Larven mit 5 mm Körperlänge parallel der ventralen Oberfläche des Vorderdarmes verlaufen, während die Schlundtaschen senkrecht auf die ventrale Darmwand eingestellt sind. Sowohl am Frontalschnitte wie am Ausgussmodelle erkennen wir, dass die Lungenrinnen auch von den zuletzt auf-



II α. II β. II γ.

getretenen fünften Schlundtaschen durch beträchtliche Zwischenräume getrennt sind, und mit diesen Bildungen daher nicht in eine Reihe gestellt werden dürfen. Frontalschnitte können bei der Beurteilung dieser Frage überhaupt nicht in Betracht gezogen werden, weil an ihnen die gänzlich verschiedene Einstellung der in Rede stehenden Gebilde nicht genügend zum Ausdrucke kommt und daher Trugbilder vorgetäuscht werden.

Vergleichen wir noch die beistehend abgebildeten Querschnitte α—γ durch den Vorderdarm mit den korrespondierenden Schnittbildern vom Stadium (Fig. I α—γ), so zeigt sich, dass nun auch in der Höhe des Schnittes α die Seitenwände gegeneinander vorzutreten beginnen, wodurch die Lichtung eine keilförmige Gestaltung erfährt. Der Schnitt II β geht durch den

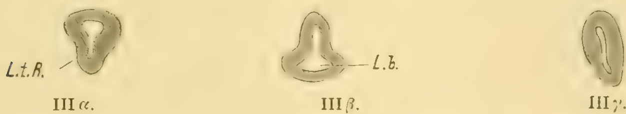
Bereich der Lungenrinnen (L. r.), die als ventrolaterale Ausladungen des Lumens erscheinen. Die äussere Oberfläche des Darmes weist noch eine eiförmige Begrenzung auf. Die Ausladungen der Lungenrinnen lassen sich bis in die Ebene des Schnittes IIγ verfolgen, der bereits die kraniale Wand der ventralen Darmbucht anschneidet. Von der dorsalen Darmwand beginnt sich die Hypochorda (H. ch.) abzuschnüren.

Stadium III. — Larven mit 7 mm Körperlänge, in ihrer äusseren Gestalt mit der von Goette auf Taf. 3, Fig. 48 abgebildeten übereinstimmend. — Äussere Mundfurche schon sehr tief, und nach beiden Seiten hin erweitert, die beiden vorderen Branchialbögen mit (lateralen) Kiemen besetzt, an den Kiemen der ersten Branchialbögen sind drei kurze Fransen hervorgesprosst, die Kiemen an den zweiten Branchialbögen noch stummelförmig.

Das Modell des vorderen Darmabschnittes dieser Larve ist auf Taf. 47/48, Fig. 3a und 3b in der Seiten- und Ventralansicht, das zugehörige Ausgussmodell der Darmhöhle in Fig. 3a′ und 3b′ in den korrespondierenden Ansichten wiedergegeben. Betrachten wir zunächst den Kiemendarm, so zeigt sich, dass die ersten Schlundtaschen sich vom Ektoderm bereits in ganzer Ausdehnung zurückgezogen haben, während die fünften mit demselben in Verbindung getreten sind. Die Thyreoidea (Th.) springt kaudalwärts in Form eines spitz zulaufenden Zapfens vor, in welchen eine dütenförmige Ausladung der Kiemendarmhöhle eingreift (vgl. auch den Sagittalschnitt Fig. 5, Taf. 49/50, Th.). Die zweiten, dritten und vierten Schlundtaschen haben sich ventralwärts verlängert, indem sie an der Innenseite des Ektoderms in dieser Richtung vorgewachsen sind. Ihre ventralen Ränder erscheinen deshalb nach innen und ventralwärts gerichtet,

während sie bei jüngeren Larven — wie dies auch jetzt noch an den fünften Schlundtaschen zu beobachten ist — mit den dorsalen Rändern der Schlundtaschen lateralwärts konvergierten.

Der Vorderdarm hat sich in der letzten Entwickelungsphase wieder um ein Beträchtliches verlängert (vgl. auch Sag.-Sch. Fig. 3 und 5, Taf. 2); demgemäss tritt auch jene Falte, die sich am Eingange in die ventrale Darmbucht gebildet hat, noch weiter kaudalwärts zu vor. Das dorsale Blatt dieser Falte wird, um dies nochmals hervorzuheben, von der ventralen Wand des Vorderdarmes, das ventrale Blatt von der kranialen Wand der ventralen Darmbucht gebildet, deren Eingang durch die vortretende Falte von der kranialen Seite her eingeengt wird. — Der dorsoventrale Durchmesser des Vorderdarmes erscheint verkleinert. An Querschnitten (vgl. die beistehenden Abbildungen III $\alpha-\gamma$) zeigt sich ausserdem, dass im Bereiche des kranialsten



III α. III β. III γ.

Abschnittes des Vorderdarmes die ventrolateralen Wandabschnitte sich fast bis zur Berührung genähert haben. Dadurch wurde eine ventrale Rinne gebildet, die sich dorsalwärts erweitert. Mit Rücksicht auf spätere Zustände bezeichne ich diese Rinne als Laryngotrachelrinne (L. t. r.) Bei ihrer Bildung handelt es sich also nicht etwa um eine ventrale Ausbuchtung des Darmrohres (dies zeigt auch der Vergleich der medianen Sagittalschnitte Fig. 1, 3, 5, Taf. 2, an denen von einer solchen Ausbuchtung nichts zu sehen ist), sondern um eine von beiden Seiten her erfolgende Einengung des Lumens, die sogar mit einer Reduktion des dorsoventralen Durchmessers des Darmrohres vergesellschaftet erscheint.

In einer mittleren Wandzone des Vorderdarmes (vgl. Querschnitt III β) treten die ventrolateralen Wandabschnitte beträcht-

lich nach aussen vor und bilden so seitliche, taschenförmige Divertikel, die, wie das Ausgussmodell (vgl. Taf. 47/48, Fig. 3b′, 3a′; L. b.) sehr deutlich erkennen lässt, eine ansehnliche Längenausdehnung aufweisen und in dorsoventraler Richtung etwas abgeplattet erscheinen. (Diese Ausladungen sind in die Abbildung des zugehörigen Sagittalschnittes gestrichelt eingetragen.) In ihren mittleren Abschnitten springen sie am stärksten vor und verflachen sich kranial- und kaudalwärts. Diese taschenförmigen Ausladungen finden sich genau an derselben Stelle wie die Lungenrinnen jüngerer Larven, aus denen sie hervorgegangen sind. Wir wollen sie daher als Lungenbuchten (L. b.) bezeichnen. Infolge der Reduktion des dorsoventralen Durchmessers des Vorderdarmes erscheinen sie nun ganz nahe an die ventromediane Wand des Darmes gerückt. Auch der Winkel, den sie mit der Längsachse des Darmes bilden, hat sich aus demselben Grunde verkleinert, so dass nun der Unterschied in der Einstellung der Lungenrinnen bezw. der primitiven Lungenbuchten und der Schlundtaschen ausserordentlich deutlich wird. — Auch die den Lungenrinnen bezw. -buchten dorsal und kaudal benachbarten Wandabschnitte nähern sich einander immer mehr und mehr, so dass diese Bildungen nun allseitig deutlich abgegrenzt sind. An Schnitten, die kaudal von den Lungenbuchten durch den Vorderdarm geführt sind (vgl. Fig. IIIγ) erscheint das Lumen des Darmrohres zu einem sagittalgestellten Spalt verengt.

An Frontalschnitten (vgl. Fig. 6, Taf. 49/50) sind die angegebenen Verhältnisse nicht so klar zu überblicken. Bei entsprechender Einstellung der Objekte gelingt es zwar, die Schlundtaschen zugleich mit den kranialen Enden der Lungenanlagen zu treffen. Einen solchen Schnitt bildet auch Goette auf Taf. 24, Fig. 254 ab; dieses Schnittbild ist eine der Grundlagen der von diesem Forscher vorgetragenen, eingangs erwähnten Hypothese. Bei Betrachtung solcher Schnitte kann man thatsächlich den Eindruck gewinnen, dass die Lungenbuchten in die Reihe der

Schlundtaschen zu stehen kommen, allerdings muss es auffällig erscheinen, dass der Zwischenraum zwischen den fünften Schlundtaschen und den Lungenanlagen viel grösser ist als die Intervalle zwischen den einzelnen Schlundtaschen.

Das Längenwachstum des Vorderdarmes hatte, wie vorhin erwähnt, die Bildung jener Falte zur Folge, die den Eingang in die ventrale Darmbucht von der kranialen Seite her einengt. Zwischen den beiden Blättern dieser Falte ist, wie der Sagittalschnitt (Fig. 5, Taf. 49/50) zeigt, der Sinus venosus (S. v.) eingelagert. Das Einspringen dieser Falte bedingt, dass der ventral von ihr gelegene Abschnitt der kranialen Wand der ventralen Darmbucht dorsalwärts scharf abgesetzt erscheint und buckelförmig vortritt. Dieses Verhalten ist also nicht etwa durch ein aktives Vortreten des betreffenden Wandabschnittes zustande gekommen, denn derselbe hat seine Stellung zu den Ursegmenten inzwischen nicht verändert. Im Bereiche dieser Prominenz, insbesondere an ihrem dorsalen Abhange macht sich eine Verdünnung der Darmwand bemerkbar, auch sind an ihrer inneren Oberfläche kleine Divertikel entstanden (Lb. d.; vgl. auch Fig. 3a′, 3b′, Taf. 47/48), mit deren Auftreten die Bildung des Gangsystemes der Leber einsetzt. Wir können die in Rede stehende Vorwölbung der kranialen Wand der ventralen Darmbucht daher als Leberprominenz (L. p.) bezeichnen. Zu deren beiden Seiten ladet die Darmwand etwas aus und bildet so die ersten Anlagen der ventralen Bauchspeicheldrüsen (vgl. Fig. 3a und b, P. v. d., s.), die von der Leberprominenz durch Furchen getrennt sind, in denen die Venae omphalomesentericae verlaufen. Die Anlagen dieser Drüsen liegen knapp an der Dotterzellenmasse (D. z m.), welche die ventrale Darmbucht von der kaudalen Seite her begrenzt. Im Bereiche des blinden Endes dieser Bucht ist nun an deren ventraler Wand ein Durchbruch erfolgt (vgl. Sag.-Schn. Fig. 5, Taf. 49/50, sowie Fig. 3b, Taf. 47/48*), so dass die Bucht am Modelle von aussen zugänglich erscheint. (Am Ausgangsmodelle ist (Fig. 3b, Taf. I)

ist auch die äussere Umgebung der Durchbruchstelle im Negativ dargestellt.) An der kranialen Seite der Durchbruchstelle ladet die ventrale Wand der Bucht in eine kleine Tasche aus, welche die erste Anlage der Gallenblase (Gbl.) repräsentiert.

Es erübrigt noch, auf die interessanten Vorgänge hinzuweisen, welche die Bildung der (lateralen) Kiemen einleiten. Diese Verhältnisse sind in ganz schematischer Weise an den auf Taf. 49/50, Fig. 2, 4, 6 abgebildeten Frontalschnitten zum Ausdrucke gebracht, in denen das Ektoderm in schwarzem, das Entoderm in grauem Tone angelegt ist. Bereits bei Larven mit 5 mm Körperlänge (vgl. Fig. 2, Taf. 49/50) nehmen wir wahr, dass sich die zweite Schlundtasche bei ihrem Auftreffen auf das Ektoderm im Bereiche des Hyoidbogens (H.-B.) anders verhält, als im Bereiche des ersten Branchialbogens. Hier schieben sich nämlich die grossen, mit Dotterplättchen vollbeladenen Zellen des Entoderms an der Innenfläche des Ektoderms vor, dasselbe gewissermassen überkleidend, was im Bereiche des Hyoidbogens sowie der ersten Schlundtaschen nicht der Fall ist. Ein ähnliches Verhalten lässt sich bei etwas älteren Larven (vgl. Fig. 4, Taf. 49/50) auch an den dritten und vierten Schlundtaschen und zwar sowohl an deren kranialen als kaudalen Abhängen konstatieren. Im Bereiche der ersten Branchialbögen sind bei solchen Larven die von den zweiten und dritten Schlundtaschen ausgehenden Entodermlamellen bereits zur Vereinigung gelangt. Die äussere Oberfläche der Branchialbögen springt an dieser Stelle knötchenförmig nach aussen vor. Bei noch älteren Larven (Stadium 3) finden wir an der korrespondierenden Stelle das Mesoderm erheblich vermehrt, vom Aortenbogen aus hat sich bereits eine laterale Gefässschlinge gebildet. Aus der knötchenförmigen Anlage der Kieme ist ein fingerförmig gekrümmter Fortsatz geworden, der in seinem ganzen Umfange unter der ektodermalen Bedeckung eine entodermale Zellschicht aufweist. An den von der Unterseite dieses Fortsatzes hervorsprossenden

sekundären Stummeln — den Kiemenfransen — wiederholt sich dasselbe Bild. Man gewinnt also den Eindruck, dass die Bildung der Kiemen durch die Proliferation des **Entoderms** und die Bildung der Gefässschlinge eingeleitet wird; das Ektoderm scheint bei diesem Vorgange eine mehr nebensächliche Rolle zu spielen. Man kann übrigens die einzelnen Phasen dieses interessanten Vorganges, den ich zuerst bei Triton aufgedeckt habe und für diese Form auch genauer beschreiben werde, auch an einem und demselben Entwickelungsstadium studieren, da die Bildung der Kiemen zuerst am ersten Branchialbogen einsetzt und erst suczessive an den folgenden sich wiederholt. So kann man die Kiemen des ersten Branchialbogens bereits verästelt finden, während die des dritten noch stummelförmig sind. Ein besonders günstiges Objekt für diese Untersuchung sind die Larven von Rana temporaria, bei denen sich das sehr stark pigmentierte Ektoderm noch leichter von Entoderm unterscheiden lässt als bei Bombinator. — Ich konstatiere also an dieser Stelle die Thatsache, dass bei der Bildung der lateralen (äusseren) Kiemen das Entoderm einen hervorragenden Anteil nimmt und es daher nicht angeht, diese Gebilde in bisher gewohnter Weise als „äussere Hautkiemen" den Darmkiemen gegenüberzustellen.

Stadium IV. Larven mit 7,5 mm Körperlänge — äussere Mundbucht bereits rhombisch begrenzt, die Kiemendeckelfalte etwas vortretend; an den ersten und zweiten Branchialbögen laterale Kiemen entwickelt und mit fünf bezw. zwei Fransen besetzt.

Die Gestaltung des Darmrohres hat in der letzten Entwickelungsphase wesentliche Fortschritte gemacht. Untersuchen wir zunächst den Kiemendarm, so zeigt sich, dass dieser, bei jüngeren Larven (vgl. Taf. 46, Fig. 1a, 2a) röhrenförmig gestal-

tete Darmabschnitt in seinem dorsoventralen Durchmesser eine erhebliche Reduktion erfahren hat und daher, von der Seite betrachtet (vgl. Taf. 47/48, Fig. 4a, 4a') in dieser Dimension abgeplattet erscheint. Gleichzeitig hat sich der Kiemendarm in seiner mittleren Region, insbesondere im Bereiche der vierten Schlundtaschen beträchtlich verbreitert und weist daher in der Ventralansicht (vgl. Taf. 47/48, Fig. 3b) eine rhombische Begrenzung auf. Nach vorne zu verschmälert er sich von den vierten Schlundtaschen weg ganz allmählich, in kaudaler Richtung hingegen sehr rasch. Dies hat zur Folge, dass die hinteren Schlundtaschen miteinander nach vorn und medianwärts konvergieren und allmählich eine dachziegelförmige Anordnung annehmen. Diese Erscheinung bedingt es auch, dass die inzwischen zur Anlage gekommenen sechsten Schlundtaschen (vgl. Taf. 47/48, Fig. 4b und 4b', Taf. 49/50, Fig. 8; 6. Schl. t.) nicht hinter, sondern medial von den fünften Schlundtaschen, an der kaudalen Wand des Kiemendarmes auftreten. Sie erscheinen in der mittleren Höhe des Kiemendarmes als leichte Ausladungen der Darmwand und weisen anfangs eine geringe Längenausdehnung auf (ca. 40 μ). Zu den sechsten Arterienbögen stehen sie in denselben Lagebeziehungen, wie die vorhergehenden Schlundtaschen zu den respektiven Arterienbögen. Unmittelbar gegenüber von ihnen zweigen von den sechsten Arterienbögen die Lungenarterien ab (vgl. Taf. 49/50, Fig. 8, rechte Seite des Schnittbildes, L. a.; auf der gegenüberliegenden linken Seite des etwas nach links geneigten Schnittes sind die beiden Gefässe voneinander getrennt zu sehen). Es kann also keinem Zweifel unterliegen, dass die in Rede stehenden Ausladungen der hinteren Wand des Kiemendarmes thatsächlich als sechste Schlundtaschen zu betrachten sind.

Gleichzeitig mit der Verbreiterung des Kiemendarmes ist auch eine erhebliche Verlängerung desselben in kranialer Richtung erfolgt, die vor allem die vordere Region dieses Darmabschnittes betrifft. Vom Ausmasse dieser Bewegung kann man

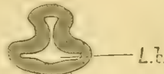
sich eine Vorstellung machen, wenn man die Sagittalschnitte (Taf. 49/50, Fig. 1, 3, 5, 7) miteinander vergleicht. Dabei kann als Fixpunkt das vordere Ende der Chorda dorsalis gelten, dies ihre Dimensionen, sowie ihre Beziehungen zu den Ursegmenten relativ unverändert beibehalten hat. Bei Larven mit 5 mm Körperlänge liegt nur das orale Ende des Darmes z. T. noch im Bereiche einer durch das vordere Ende der Chorda gelegten transversalen Ebene, die Anlage der Thyreoidea weit hinter derselben; bei Larven mit 7,5 mm Körperlänge befindet sich das ganze Gebiet der Mundbucht vor dieser Ebene, die nun durch die Abgangsstelle der Thyreoidea hindurchgeht. Letztere hat sich zu einem kolbenförmigen Gebilde verlängert und reicht nach wie vor kaudalwärts bis an den Herzbeutel heran. Diese Verlängerung des Kiemendarmes nach vorn zu setzte bereits im Stadium III ein; sie beeinflusst natürlich auch die Stellung der Schlundtaschen, am geringsten allerdings die der ersten, weil diese ihre Verbindung mit dem Ektoderm bereits aufgegeben haben und daher den Bewegungen des Darmrohres leichter folgen können, als die mittleren Schlundtaschen, die seitlich am Ektoderm gewissermassen verankert erscheinen. Der Effekt dieser Verlängerung tritt am deutlichsten an den zweiten Schlundtaschen zutage, welche nun nach vorne zu erheblich miteinander konvergieren (vgl. Taf. 47/48, Fig. 4b) und mit den ersten Schlundtaschen lateralwärts offene Winkel von ca. 70° bilden, während sie bei jüngeren Embryonen parallel zu diesen, in transversalen Ebenen eingestellt waren (vgl. Taf. 46, Fig. 1b).

Wir wenden uns nun zur Besprechung der Veränderungen, die sich am Vorderdarme vollzogen haben. Vergleichen wir daraufhin die Seitenansichten der Modelle (Taf. 47/48, Fig. 3a und 4a), so haben wir zunächst eine neuerliche Längenzunahme dieses Darmabschnittes zu konstatieren, die, wie in der vorangehenden Entwickelungsphase in kaudaler Richtung erfolgt. Dementsprechend dringt auch, wie der Sagittalschnitt Fig. 7, Taf. 49/50

lehrt, die von der ventralen Wand des Vorderdarmes und der kranialen Wand der ventralen Darmbucht gebildete Falte immer weiter gegen die Dotterzellenmasse zu vor, von der dorsokaudalen Umschlagstelle des Pericardiums zurückweichend. — Betrachtet man die Modelle von der Ventralseite (vgl. Taf. 47/48, Fig. 3b und 4b, so fällt zunächst im Bereiche der kranialsten, unmittelbar auf den Kiemendarm folgenden Zone des Vorderdarmes eine erhebliche Verschmälerung der ventralen Wandung auf, welche kielförmig gegen die Perikardialhöhle zu vortritt. Wie ein ganz nahe der vorderen Grenze des Vorderdarmes geführter Querschnitt (vgl. beistehende Textabbildung IVa) lehrt, sind in diesem Bereiche die ventrolateralen Wandabschnitte fest aneinander gepresst und bilden so einen queren Riegel, der am



IV α.



IV β.



IV γ.

Medianschnitte (vgl. Taf. 2, Fig. 7*), erheblich vorspringt und das Lumen von der Ventralseite her einengt. Die Kiemendarmhöhle kommuniziert daher nur mehr durch einen schmalen Gang (vgl. Taf. 47/48, Fig. 4a′) mit dem übrigen Darmlumen. Durch diesen Vorgang wurde nun der kranialste Abschnitt der im vorhergehenden Stadium zur Ausbildung gelangten laryngotrachealen Rinne zur Obliteration gebracht; ihr kaudaler Abschnitt ist noch erhalten (vgl. Tfl. 47/48, Fig. 4a′, 4b; l. t. R.).

Der unmittelbar folgende Abschnitt des Vorderdarmes, in dessen Bereiche die Lungen zur Anlage kommen, hat besonders eingreifende Veränderungen erfahren. Aus den paarigen Lungenbuchten des Stadiums III sind handschuhfingerförmige, nach beiden Seiten vortretende Divertikel geworden (vgl. Taf. 47/48, Fig. 4b, 4b′) die, mit einer, der Ausdehnung der Lungenrinnen

jüngerer Stadien entsprechenden, elliptisch begrenzten Basis vom Vorderdarme abgehen. In kranialer und kaudaler Richtung laufen sie gleich den Lungenbuchten des vorhergehenden Stadiums an der Vorderdarmwand allmählich sich verflachend, aus (vgl. Taf. 47/48, Fig. 4a, 4a′, L. s.). Ihr Verhalten zur ventromedianen Wand hat insoferne eine Änderung erfahren, als an dieser eine quere Furche aufgetreten ist, welche in die beiden seitlichen Divertikel übergeht und diese gewissermassen als eine ventrale Kommissur miteinander verbindet (vgl. Taf. 47/48, Fig. 4a, 4a′; 4b, 4b′; Taf. 49/50, Fig. 7). Diese quere Furche kreuzt die Laryngotrachealrinne an ihrem kaudalen Ende, so dass diese, gewissermassen sich T-förmig teilend, in sie übergeht. Wir wollen daher diese quere Furche als Bifurkationsrinne (B. r.) bezeichnen, denn die Stelle, an der sie zur Anlage kommt, entspricht der späteren Bifurkationsstelle des laryngotrachealen Abschnittes der Luftwege.

Die seitlichen Divertikel, die primitiven Lungensäcke dringen, wie der Frontalschnitt Taf. 49/50, Fig. 9 (dessen Ebene gegen die Ebene des Schnittes Fig. 8 etwas nach rückwärts geneigt ist) zeigt, in die ihnen vorgelagerte verdickte Splanchnopleura ein. — Dorsalwärts sind die Lungensäcke bei Larven mit 7,5 mm Körperlänge markanter abgesetzt als bei jüngeren Larven (vgl. die Textabbildungen IIIβ, IVβ), weil sich auch die ihnen auf dieser Seite benachbarten Abschnitte der Darmwand gegeneinander bewegen, wodurch an der äusseren Oberfläche des Vorderdarmes eine deutliche Einsenkung entsteht (vgl. Taf. 47/48, Fig. 4a, 4a′). — Kaudal von den Lungenanlagen (vgl. Schnittbild 4γ,) weist der Vorderdarm eine ähnliche Konfiguration auf, wie im Stadium III; doch zeigt sich auch hier das Bestreben seiner Seitenwände, gegeneinander zu rücken, so dass das Lumen auf dem Querschnitte eine biscotenförmige Gestalt aufweist.

Auch die Wandung der sogen. Leberprominenz hat sich in ihrem Aussehen wesentlich verändert. An ihrer der

ventralen Darmbucht zugewendeten inneren Oberfläche waren schon bei jüngeren Larven grübchenförmige Einsenkungen vorhanden, die ersten Anlagen des Gangsystems der Leber, welche nun beträchtlich vermehrt und vertieft erscheinen (vgl. Taf. 47/48, Fig. 4a′, 4b′). Ihnen entsprechen nun knötchenartige Erhebungen an der Oberfläche der Leberprominenz, die miteinander bereits in Verbindung zu treten beginnen (vgl. Taf. 47/48, Fig. 4b, eine dieser Stellen ist durch eine untergelegte Sonde gekennzeichnet). In den zwischen den Knötchen befindlichen Nischen ist ein Netzwerk von Venen entstanden, welches die Oberfläche der Leberprominenz umspinnt. Die dorsalwärts abgehenden Divertikel (vgl. Sagittalschnitt, Taf. 49/50, Fig. 7) grenzen schon von vorneherein unmittelbar an den Sinus venosus und sind direkt in denselben hineingewachsen. — Ventral- und kaudalwärts öffnet sich die ventrale Darmbucht an den abgebildeten Modellen wie bei Larven mit 7 mm Körperlänge nach aussen. Unmittelbar über dieser Stelle findet sich die Anlage der Gallenblase (G. bl.) in Gestalt einer platten Tasche. Zu beiden Seiten der Leberprominenz wölben sich die ventralen Pankreasanlagen vor (vgl. Taf. 47/48, Fig. 4a, 4a′, 4b, 4b′; P. v.), denen spaltförmige Ausladungen der ventralen Darmbucht entsprechen. Die rechte, ventrale Pankreasanlage hat sich bereits mit der rechten dorsalen Anlage vereinigt.

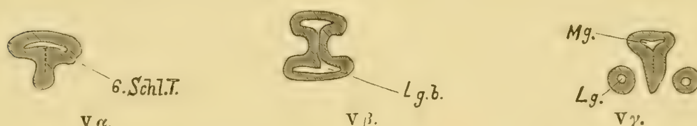
Stadium V. — Larven mit 8,5 mm Körperlänge, in ihrer äusseren Gsstaltung der von Goette auf Taf. 3, Fig. 49 abgebildeten Larve entsprechend, — äussere Mundbucht sehr tief und nach beiden Seiten spitzwinkelig auslaufend. Die Hornleisten der Kiefer in Bildung. Kiemen der ersten Branchialbögen mit sechs, die der zweiten Branchialbögen mit drei Fransen besetzt. Kiemen der dritten Branchialbögen noch stummelförmig.

Wir nehmen zunächst einen medianen Sagittalschnitt durch eine solche Larve vor (vgl. Taf. 49/50, Fig. 10), an welchem uns vor allem die neuerliche Reduktion des dorsoventralen Durchmessers des Kiemendarmes auffällt. Der anfänglich in seiner Mitte etwas vertiefte Boden des Kiemendarmes hat sich — wohl infolge der Grössenzunahme des Herzens sowie des ganzen ventralen Mesodermlagers — gehoben und tritt nun in leichter Wölbung gegen die Decke zu vor. Letztere liegt, wie in früheren Stadien dem Hirnrohre, der Chorda dorsalis und der Aorta innig an und hat sich in seiner Gestalt nicht verändert. Die Längenausdehnung der Kiemendarmhöhle hat von der kranialen Seite eine Verkürzung erfahren. Es ist nämlich inzwischen das die äussere Mundbucht auskleidende Ektoderm in das Gebiet des Kiemendarmes vorgedrungen, und es erscheint daher die Rachenhaut kaudalwärts verschoben (vgl. Sagittalschnitte Taf. 49/50, Fig. 3, 5, 7, 10; R. h.). Ihr dorsaler Ansatz kommt gegenüber dem Recessus opticus (R. o.), ihr ventraler Ansatz nahe an die Anlage der Thyreoidea zu liegen. Das Entoderm reicht jedoch nach wie vor bis an die ursprüngliche Umgrenzung der Mundbucht, in derem Bereiche sich nun die Hornleisten (H. l.) entwickeln, heran und lässt sich von der ihm innig anliegenden, aus platten, etwas pigmentierten Zellen bestehenden ektodermalen Epithelschichte deutlich sondern. Ich will an dieser Stelle nur ganz flüchtig darauf hinweisen, dass dieses Vorrücken des Ektoderms in das Bereich des Kiemendarmes für die Beurteilung der Zahnanlagen von Belang ist.

Die ventrale Wand des Vorderdarmes hat sich, wie der Sagittalschnitt zeigt, kranial und kaudal von der Bifurkationsrinne (vgl. Taf. 49/50, Fig. 10, B. r.) erheblich verdickt, so dass diese zu einer engen Spalte umgewandelt erscheint, die nur in rein dorsaler Richtung mit dem übrigen Lumen des Vorderdarmes kommuniziert. Auch dieses wurde durch die Verdickung der ventralen Wandabschnitte etwas eingeengt und bildet nun einen

schmalen Gang, der die Kommunikation der Kiemendarmhöhle mit dem Binnenraume der Anlage des Magens (Mg.) vermittelt, der sich bereits nach links hin auszubiegen beginnt.

An Querschnitten durch den Vorderdarm zeigt sich (vgl. beistehende Textabbildung), dass die Verdickung der vor und hinter der Bifurkationsrinne (vgl. Fig. V α, V γ) befindlichen Wandbezirke durch die innige Aneinanderlagerung der ventrolateralen Wandabschnitte bedingt wird, die zu median gestellten, soliden, kielförmigen Vorsprüngen vereinigt erscheinen. Auf diese Weise kam nun auch die laryngotracheale Längsrinne, die im vorhergehenden Stadium zwischen den sich nähernden ventrolateralen Wandabschnitten teilweise noch erhalten geblieben war, vollständig zum Verstreichen. Ihre Wände erscheinen, wie gesagt,



V α. V β. V γ.

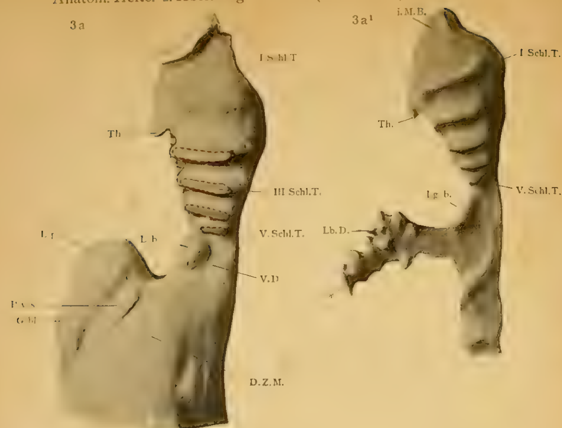
zu einem soliden, kielförmigen Vorsprunge der ventralen Vorderdarmwand vereinigt. Von der ursprünglichen Trennung dieser Wandabschnitte (in der Abbildung V α und γ gestrichelt angegeben) ist nun keine Spur mehr zu entdecken. Auch dorsal von den Lungenanlagen haben sich die lateralen Wände des Kiemendarmes schon fast bis zur Berührung genähert; nur eine feine Spalte trennt sie noch. Diese Spalte ist auf drei Schnitte (à 10 μ) beschränkt, repräsentiert sich also eigentlich als ein Gang, der wie wir bereits am Medianschnitt gesehen haben, bis an den der Grund Bifurkationsrinne reicht. Durch das stärkere Vortreten der einen Wand kann, wie z. B. im abgebildeten Schnitte V γ, der Gang etwas asymmetrisch gelagert sein, so dass man an Sagittalschnitten Mühe hat, ihn aufzufinden. An Schnitten von über 10 μ Dicke, sowie an solchen, die nicht genau mediansagittal geführt sind, ist der Gang überhaupt nicht nachweisbar. —

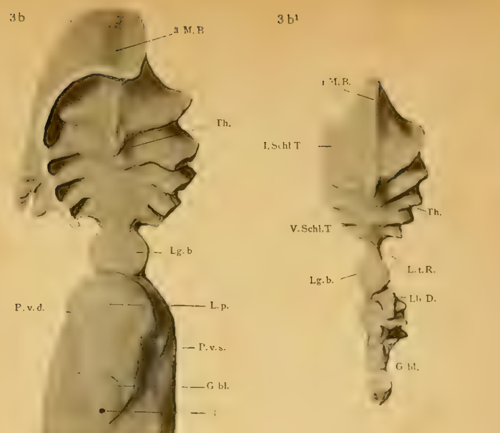
Nach beiden Seiten hin setzt sich dieser in dorsoventraler Richtung verlaufende Gang in die sogen. primitiven Lungensäcke fort, die sich in kaudaler Richtung verlängert haben und die ihnen vorgelagerte verdickte Splanchnopleura vor sich hertreiben (vgl. Taf. 49/50, Fig. 11, L. g.; Spl. pl.).

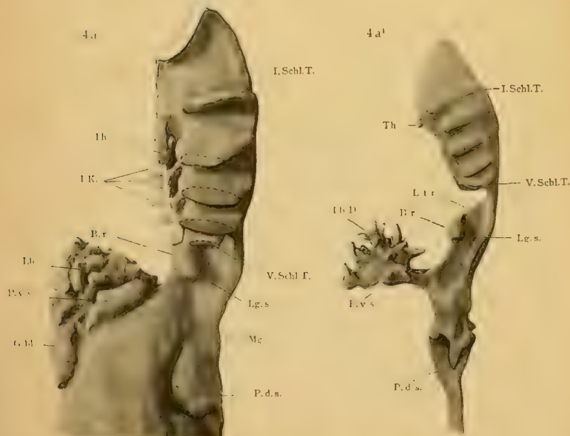
Zwei Frontalschnitte (Taf. 49/50 Fig. 11, 12) sollen über das Verhalten der Schlundtaschen und deren Beziehungen zu ihrer Umgebung Aufschluss geben. Der eine (Fig. 11) ist flach durch den Boden des Kiemendarmes geführt und trifft vorne den unmittelbar hinter dem Ansatze der Rachenhaut gelegenen Teil der Decke desselben. Am Boden des Kiemendarmes bemerken wir die Flachschnitte durch zwei kaudalwärts konvergierende Erhebungen, die wir mit Goette als Kiemenleisten (K. l.) bezeichnen wollen. Sie reichen nach vorne bis in die Gegend der zweiten Schlundtaschen, die in der Ebene des vorliegenden Schnittes bereits vom Ektoderm abgelöst erscheinen. Die folgenden Schlundtaschen 3--5 zeigen die typische, dachziegelförmige Anordnung. Die sechsten Schlundtaschen (6. Schl. t.) finden sich medial von den fünften Schlundtaschen an der kaudalen Wand des Kiemendarmes und stehen zum Ektoderm in keinerlei Beziehung. Sie begrenzen von hinten und medial die von den sechsten Arterienbögen (6. A. b.) durchzogenen vierten Branchialbögen. Der abgebildete Schnitt geht durch ihr ventrales Ende. Wir können sie von diesem Schnitte weg durch 7 Schnitte verfolgen, deren letzten die Abbildung 12 Taf. 49/50 veranschaulicht. Dieser Schnitt trifft auch die dorsalen Abschnitte der vorhergehenden Schlundtaschen. In Gestalt und Anordnung besteht zwischen den als sechste Schlundtaschen gedeuteten Entodermleisten und den fünften Schlundtaschen eine auffällige Übereinstimmung. Unmittelbar gegenüber diesen Leisten gehen von den sechsten Arterienbögen die Lungenarterien (Lg. a.) ab. Medial von den sechsten Schlundtaschen finden sich zwei, im Schnitte längsgetroffene Erhebungen (*), die

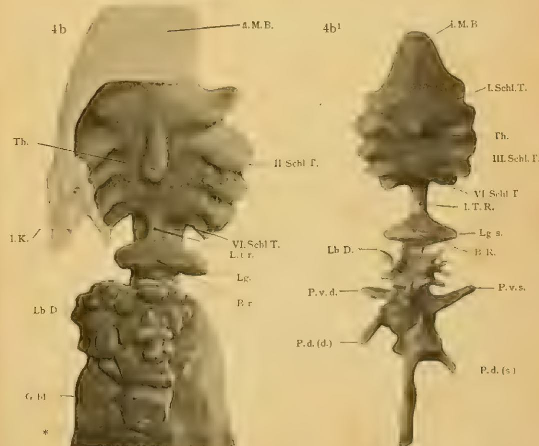
am Boden des Vorderdarmes vorspringen und dadurch entstanden sind, dass sich die seitlichen Wandabschnitte des Vorderdarmes nicht nur medialwärts, sondern auch etwas in dorsaler Richtung vorgewölbt haben. Diesen Falten kommt keine weitere Bedeutung zu; eine Verwechselung derselben mit den sechsten Schlundtaschen erscheint ausgeschlossen.

Im vorliegenden Stadium bereitet sich nun der Durchbruch der dritten Schlundtasche vor. Dieser Prozess wurde bereits im vorhergehenden Stadium damit eingeleitet, dass das Ektoderm an der Stelle wo die Schlundtasche auftrifft, in Form eines Keiles in dieselbe einspringt (vgl. Taf. 49/50 Fig. 9, linke Seite). Dieser Vorsprung vergrössert sich nun zu einer soliden Platte, die bis nahe an die innere Oberfläche der Schlundtasche heranreicht (Taf. 49/50 Fig. 11, rechte Seite). Durch diese ektodermale Zellplatte erscheint also die Schlundtasche gewissermassen in zwei Lamellen gespalten, eine vordere und eine hintere, die dem zweiten, bezw. dritten Branchialbogen zugehören. Dann wird diese solide Ektodermplatte selbst in eine Falte umgewandelt, deren Grund von der inneren Oberfläche der Schlundtasche nur durch eine entodermale Zelllage getrennt ist (vgl. Taf. 49/50 Fig. 11, linke Seite). Die vom Ektoderm ausgekleidete an der äusseren Körperoberfläche einspringende Spalte ist als eine Kiemenfurche zu betrachten. Schliesslich weichen die zwischen der (inneren) Schlundfurche und der (äusseren) Kiemenfurche gelegenen entodermalen und ektodermalen Zellen auseinander, womit die Kiemenspalte eröffnet wird. Am Durchbruche der Schlundtaschen erscheint also das Ektoderm in hervorragender Weise beteiligt. Die Schlundtasche wird durch eine keilförmig eindringende Ektodermfalte gewissermassen entzweigeteilt. — Die einander zugekehrten Ränder der Kiemenspalte werden also von einer dünnen Ektodermschichte überkleidet, die dem Entoderm unmittelbar anliegt. — An den vierten und









Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin W 35

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

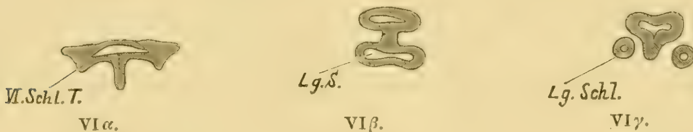
fünften Schlundtaschen sind im Stadium V die ersten Phasen dieses Prozesses, die Bildung des ectodermalen Keiles zu konstatieren. — Bei den stärker pigmentierten Larven von Rana temporaria ist die Unterscheidung der platten, pigmentierten Zellen des Ektoderms von den umfangreichen, mit Dotterplättchen erfüllten Zellen des Entoderms viel leichter durchzuführen als bei Bombinator; bei Rana bricht übrigens die erste Kiemenspalte früher durch, als die Rachenmembran. — Auch diese Verhältnisse wollte ich im vorliegenden nur ganz flüchtig — vorläufig — berührt haben, an anderer Stelle werde ich eingehender auf sie zurückkommen.

Stadium VI. Larven mit 9 mm Körperlänge, ihrer äusseren Gestalt und dem Verhalten des Darmtraktes nach den von Goette auf Taf. XXX Fig. 353 abgebildeten Larve entsprechend. Rachenhaut, erste und zweite Kiemenspalte bereits durchgebrochen. Die wulstigen Ränder der Mundöffnung von Hornzahnleisten umsäumt; an allen drei vorderen Branchialbögen Kiemen entwickelt, die an den beiden vorderen reich befranst, der Kiemendeckel bereits über ihre Stämmchen vorgewachsen.

Am medianen Sagittalschnitte (vgl. Taf. 49/50 Fig. 13) nehmen wir, abgesehen vom Durchbruche der Rachenhaut, keine wesentliche Veränderung wahr. Mit der Rachenhaut ist die Grenzscheide zwischen der Mundhöhle und der Kiemenhöhle gefallen, dennoch lässt sich die Stelle, wo die Rachenhaut inserierte, ganz genau bestimmen, da sich das platte, ektodermale Epithel der ehemaligen Mundbucht (Ect.) von den, bis an die Hornleisten heranreichenden entodermalen Zellen deutlich unterscheidet. — Die bereits bei Larven aus der fünften Periode birnförmig gestaltete Thyreoidea hat sich von ihrem Mutterboden abgeschnürt

und liegt, wie in früheren Stadien, dicht an der kranialen Wand des Pericardiums. — Gegen den Vorderdarm zu erscheint der Kiemendarm durch eine quere Furche abgegrenzt, die dadurch entstanden ist, dass sich der distalste Wandabschnitt des letzteren in Form eines queren Wulstes erhoben hat (K. l.). Wir wollen diese Furche als Sulcus prälaryngeus (S. p. l.) bezeichnen.

Der proximale Abschnitt des Vorderdarmes weist am medianen Sagittalschnitte folgende Veränderungen auf. Die feine Spalte, welche bei Larven mit 8,5 mm Körperlänge vom dorsalen Lumen des Vorderdarmes aus in die Bifurkationsrinne führte, ist zur Obliteration gekommen. Dadurch wurde diese Rinne dorsalwärts abgeschlossen und zu einem in querer Rich-



VIα. VIβ. VIγ.

tung verlaufenden Gange gestaltet, der die beiden seitlichen Lungensäcke miteinander verbindet. Dieses Verhalten ist, wie der Vergleich der Schnittbilder Vβ und VIβ lehrt, dadurch zustande gekommen, dass sich die lateralen Wände des Vorderdarmes auch dorsal von den Lungenanlagen miteinander vereinigt haben. Gleichzeitig hat sich das Lumen des so gebildeten queren Ganges erheblich vergrössert, insbesondere in kranialer Richtung, woselbst es, dütenförmig ausladend, bis nahe an die orale Grenze des Vorderdarmes heranreicht. Die Erweiterung des Lumens entsteht durch das teilweise Auseinanderweichen der ventrolateralen Abschnitte der Wandung des Vorderdarmes, die in der vorhergehenden Entwickelungsperiode durch ihren Zusammenschluss die Laryngotrachealrinne zur Obliteration brachten, welche nun wieder — allerdings dorsalwärts abgeschlossen — eröffnet erscheint. Mit Rücksicht auf den ausgebildeten Zu-

stand wollen wir den so entstandenen Hohlraum als laryngo-trachealen Hohlraum (l. t. H. r.) bezeichnen. Die Gegend der Bifurkationsrinne (vgl. Taf. 49/50, Fig. 7) erscheint bei Larve VI, vom übrigen Vorderdarme durch einen Einschnitt (×) getrennt. Dieser Zustand ist die Folge eines Abschnürungsprozesses, der von der kaudalen Seite her erfolgt und schon in früheren Stadien durch das Zusammentreten der lateralen Wandabschnitte eingeleitet wurde. Das allmähliche Fortschreiten dieser Abschnürung lässt sich an Sagittalschnitten an der stetig kleiner werdenden Entfernung des Grundes des mit einem × bezeichneten Einschnittes von der Spitze der Chorda dorsalis ablesen. In der letzten Entwickelungsphase hat sich der betreffende Wandabschnitt um 50 μ der Chordaspitze genähert, während sich der Abstand des kaudalwärts gerichteten Grundes des laryngotrachealen Hohlraumes von dieser Stelle nicht verkleinert hat. Die zunehmende Abschnürung der Lungenanlage mag auch zur völligen Obliteration jenes Ganges geführt haben, der bei Larven mit 7,5 mm Körperlänge in transversaler Ebene vom dorsalen Darmlumen gegen die Bifurkationsrinne führte. Als ein Rest dieses Ganges ist noch eine dütenförmige, dorsalwärts gerichtete Ausladung des laryngotrachealen Hohlraumes erhalten geblieben. (In der Abbildung mit einem + bezeichnet.)

Nach den beiden Seiten hin setzt sich der laryngotracheale Hohlraum in die Höhlungen der Lungensäcke fort, die neben der Magenanlage kaudalwärts vorgewachsen sind. Die blinden Enden dieser, aus den seitlichen Lungenbuchten hervorgegangenen Schläuche besitzen noch eine ziemlich dicke Wandung, während sich die weiter proximal gelegenen Abschnitte ihrer Wand, der zunehmenden Ausweitung des Lumens entsprechend, verdünnt haben. — Im Bereiche der Magenanlage (vgl. Querschnitt Textfigur VIγ) sind die ventrolateralen Wandabschnitte des Darmrohres noch innig miteinander vereinigt.

Das Verhalten der sechsten Schlundtaschen sollen die auf Taf. 49/50, Fig. 14, 15 abgebildeten Frontalschnitte veranschaulichen, die den Abbildungen 11 und 12 vom Stadium V entsprechen. Der Schnitt 14 ist gleich dem Schnitte 11 durch den Boden des Kiemendarmes gelegt. Er kappt daselbst die beiden Kiemenleisten (K. l.), die in den, bei der Beschreibung des Sagittalschnittes erwähnten, vor der kaudalen Grenze des Kiemendarmes aufgetretenen queren Wulst übergehen. Dieser Wulst bildet also gewissermassen eine Kommissur der Kiemenleisten. Von der benachbarten Wand des Vorderdarmes ist er durch eine quere Spalte, den Sulcus praelaryngeus (S. p. l.) getrennt. — An der Seitenwand des Kiemendarmes zählen wir sechs Schlundtaschen, die ganz nahe aneinander gerückt erscheinen. Die ersten Schlundtaschen werden von ganz unscheinbaren, faltenartigen Vorsprüngen der Darmwand gebildet, an deren kranialen Seiten die Arteriae hyomandibulares (A. h. m.) verlaufen. Von allen Schlundtaschen erreichen in der Ebene des vorliegenden Schnittes nur die vierten das Ektoderm. Sie liegen infolge der beträchtlichen Verbreiterung des mittleren Abschnittes des Kiemendarmes nicht mehr, wie bei jüngeren Embryonen vor, sondern lateral von den fünften Schlundtaschen. Letztere befinden sich ebenso wie die sechsten Schlundtaschen an der kaudalen Wand des Kiemendarmes. In den Nischen zwischen den beiden letzten Schlundtaschenpaaren entwickeln sich die Mm. levat. arc. branch. 4 (M. l. a. b. 4) an deren kaudolateralen Seiten die sechsten Arterienbogen verlaufen. (6. A. b.) Medial von den sechsten Schlundtaschen kommen die Musc. dilatat. laryngis zur Anlage. Auf der linken Seite des etwas nach rechts geneigten Schnittes erscheint der Kiemendeckel bereits mit der ihm gegenüberliegenden Körperwand vereinigt und der Kiemensack (K. s.) lateralwärts abgeschlossen.

Der zweite der abgebildeten Schnitte (Taf. 49/50, Fig. 15) geht

durch die dorsalen Enden der sechsten Schlundtaschen und weist ganz ähnliche Verhältnisse auf, wie der in Fig. 12 abgebildete Schnitt. Die sechsten Schlundtaschen befinden sich lateral von den mit * bezeichneten Falten der ventralen Vorderdarmwand, gerade gegenüber der Abgangsstelle der Lungenarterien. Lateral von diesen Schlundtaschen ziehen die Musc. levator. arc. branch. 4 empor, die an ihrer Rückseite von den sechsten Arterienbögen gekreuzt werden. Medial von den Lungenarterien liegen die Durchschnitte durch die Anlagen der Musc. dilatat. laryngis (D. l.). Die beiden Lungensäcke erscheinen flach angeschnitten und ragen zu beiden Seiten der Magenanlage in die Leibeshöhle vor.

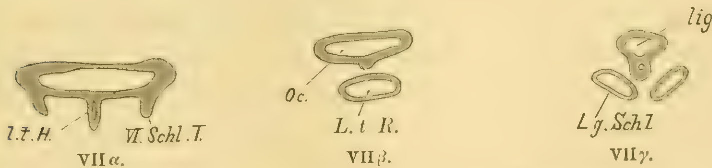
Stadium VII. Unkenlarven von 10 mm Körperlänge; ihrer äusseren Gestalt und dem Verhalten des Darmtraktes nach, der von Goette auf Taf. 30, Fig. 255 abgebildeten Larve entsprechend. Hornleisten der Kiefer bereits gezähnelt. Kiemendeckel über die Kiemen vorgewachsen, deren äusserste Enden aus den ventral gelegenen, noch getrennten Öffnungen der Kiemensäcke hervorragen. Gastroduodenalschlinge in eine Spirale gelegt.

Am medianen Sagittalschnitte (vgl. Taf. 49/50, Fig. 16) erscheint der Kiemendarm — der Gestaltung des ganzen Vorderkopfes entsprechend — nach vorne zu erheblich verlängert. Dieses Verhalten kommt zunächst in der zunehmenden Entfernung der Mundöffnung vom vorderen Ende der Chorda dorsalis zum Ausdrucke. — An der Stelle, wo die Thyreoidea zur Anlage kam, besteht noch eine Einsenkung der ventralen Darmwand, während die Thyreoidea selbst viel weiter kaudal, ganz nahe am Herzbeutel liegt.

Unmittelbar hinter der vorerwähnten Einsenkung, noch im Bereiche der Hyoidbögen wölbt sich die Zungenanlage (Zg.) nach vorne und dorsalwärts zu vor. Unter dem Boden des Kiemendarmes ist das knorpelige Visceralskelett und dessen Muskulatur zur Anlage gekommen. Der Medianschnitt trifft die Lippenknorpel (L. k.) die Copula (Cop.) und die unmittelbar anschliessende Branchialplatte (B. pl.), die bis in das Bereich des Truncus arteriosus (T. a.) reicht, ganz nahe an die hintere Grenze des Kiemendarmes. Letztere ist durch eine quere Furche, den sog. Sulcus prälaryngeus bestimmt (S. p. l.). Unmittelbar vor dieser Furche erhebt sich jene quere Falte der ventralen Darmwand, die, wie an Larven aus der vorhergehenden Periode gezeigt wurde, die seitlichen Kiemenleisten miteinander verbindet und als Plica prälaryngea (Pl. p. l.) bezeichnet ist.

Am kranialen Teile des Vorderdarmes haben im Bereiche der Medianebene folgende Veränderungen stattgefunden. Der ventrale Abschnitt desselben, der wie bei Larven mit 9 mm Körperlänge den vollständig abgeschlossenen, laryngotrachealen Hohlraum in sich birgt, hängt nun mit dem übrigen Vorderdarme nur mehr ganz vorne zusammen. Der bereits bei der Beschreibung des vorhergehenden Stadiums erwähnte Abschnürungsprozess hat also inzwischen in kranialer Richtung weit über das Gebiet der ursprünglichen Lungenanlagen hinaus, bis in die Nähe des kranialen Endes des Vorderdarmes vorgegriffen. Dadurch wurde der anfänglich der laryngotrachealen und der Bifurkationsrinne angehörige Wandbezirk, die Anlage des Tractus laryngotrachealis der Luftwege, von der Anlage des Ösophagus isoliert. Gleichzeitig hat sich der laryngotracheale Hohlraum wieder bedeutend vergrössert, insbesondere nach vorne hin, woselbst er nur mehr durch eine dünne Zellplatte vom Lumen des übrigen Vorderdarmes getrennt wird. Beim Eintreten der Lungenatmung bricht nun diese Zelllage durch und dann steht der laryngotracheale Hohlraum durch

eine sagittal gestellte Spalte mit dem Lumen des Vorderdarmes in offener Kommunikation. Der so gebildete spaltförmige Aditus ad laryngem befindet sich also am vorderen Ende des Vorderdarmes, in einiger Entfernung von jener Stelle, in deren Bereiche die Bifurkationsrinne zur Anlage kam (vgl. Sagittalschnitte Taf. 49/50, Fig. 7, 10, 13, 16). In Anbetracht des gedrungenen Baues der Larven ist die Längenausdehnung des Tractus laryngotrachealis eine ganz ansehnliche. Die Ausweitung des laryngotrachealen Hohlraumes geht mit einer beträchtlichen Verdünnung der anfänglich aus grossen, dotterplättchenreichen, kubischen Zellen bestehenden Wandung einher und schreitet gegen die blinden Enden der primitiven Lungensäcke fort.



VII α. VII β. VII γ.

Einige Querschnittsbilder (vgl. beistehende Textabbildung), die den mit denselben Buchstaben versehenen Abbildungen aus den vorhergehenden Stadien entsprechen), sollen die am Sagittalschnitte gewonnene Vorstellung vom Verhalten des kranialen Vorderdarmabschnittes ergänzen. Der erste der abgebildeten Schnitte (Fig. VII α) ist durch eine kranial gelegene Zone des Vorderdarmes geführt, der sich an Querschnitten nicht so deutlich vom Kiemendarme abgrenzen lässt, wie an Sagittal- und Frontalschnitten. Wir treffen daher am abgebildeten Schnitte sowohl die sechsten Schlundtaschen, als den von den Schnitten V α, VI α her bekannten ventromedianen, kielförmigen Vorsprung der ventralen Wand des Vorderdarmes an. Dieser Vorsprung war noch bei Larven mit 9 mm Körperlänge solid, nun birgt er ein spaltförmiges Lumen in sich, das vorderste Ende des laryngotrachealen Hohlraumes (l. tr. H.), welches dorsalwärts, gegen den

Binnenraum des übrigen Vorderdarmes, durch eine dünne Zellplatte abgegrenzt wird.

Die laryngotracheale Rinne erscheint nun auch in ihrem vordersten Abschnitte wieder eröffnet, allerdings — infolge der inzwischen erfolgten Abschnürung des Tractus laryngotrachealis — dorsalwärts abgeschlossen.

Die Abbildung VIIβ stammt von einem Schnitte, der, wie die Schnitte IIIβ, IVβ, Vβ, VIβ durch das Gebiet der Bifurkationsrinne geführt ist und sich von diesen Schnitten dadurch unterscheidet, dass die Lungenanlagen vom übrigen Vorderdarme vollständig getrennt erscheinen. Die ventrale Wand des umfangreichen laryngotrachealen Hohlraumes ist ganz dünn, die dorsale noch etwas verdickt. Die der letzteren gegenüberliegende ventrale Wand des Ösophagus (Oe.) weist noch eine kielförmige ventralwärts vortretende Verdickung auf — den letzten Rest des ehemaligen Zusammenhanges dieser Wandabschnitte. — Der dritte der abgebildeten Querschnitte trifft die paarigen, zu beiden Seiten der Magenanlage vorgewachsenen Lungenschläuche (L. schl.) auch an der ventralen Wand des Magens findet sich eine kielförmige Verdickung, die durch die Vereinigung der ventrolateralen Wandabschnitte erzeugt wurde. Diese Wandabschnitte weichen allmählich wieder auseinander, schon sind in der soliden Verdickung kleine Lücken aufgetreten, die in der Folge an Umfang zunehmen und schliesslich mit dem übrigen Lumen des Vorderdarmes konfluieren.

Die auf Taf. 49/50, Fig. 17—20 abgebildeten Frontalschnitte stammen von einer Larve, die auf derselben Entwickelungsstufe steht, wie die von Goette auf Taf. 20, Fig. 357 und 358 abgebildete. Sie sollen erweisen, dass auch in einem verhältnismässig weit vorgeschrittenen Stadium, in welchem sich die Darmwand bereits zu differenzieren beginnt, die sechsten Schlundtaschen noch deutlich nachweisbar sind. Auch die Differen-

zierung der übrigen Organe, insbesondere des Skelett- und Muskelsystemes ist schon ziemlich vorgeschritten und so lassen sich die topischen Beziehungen der sechsten Schlundtaschen zu ihrer Umgebung genau feststellen. Der auf Taf. 49/50, Fig. 17 abgebildete Schnitt ist durch den Boden des Kiemendarmes gelegt und trifft die an diesem sich erhebenden seitlichen Kiemenleisten (K.l.), die in der Körpermitte miteinander im Zusammenhange stehen (Plica praelaryngea, Pl. p. l.). Durch eine quere Furche, den Sulcus praelaryngeus sind sie daselbst gegen den Vorderdarm zu abgegrenzt. An diesen Kiemenleisten laufen die vier Branchialbögen aus (Brb.), zwischen denen sich die Kiemenspalten (K. sp. 1–3) nach aussen bezw. in die Kiemensäcke (K. s.) öffnen. Letztere sind noch voneinander getrennt und münden zu beiden Seiten der Medianebene an der ventralen Körperoberfläche der Larve. — Die vier Branchialbögen werden von den zugehörigen Branchialknorpeln (Br. kn. 1–4) durchzogen, an deren kaudolateralen Rändern die betreffenden Arterienbögen verlaufen. Medial von den vierten Branchialknorpeln finden sich an der Darmwand niedrige Epithelfalten, die von den fünften Schlundtaschen bezw. dritten Kiemenspalten durch ebenso grosse Zwischenräume getrennt sind, wie die Kiemenspalten untereinander. Diese Epithelfalten treten genau an derselben Stelle vor, an welcher wir bei jüngeren Larven die sechsten Schlundtaschen nachgewiesen haben (vgl. Fig. 11 und 14, Taf. 49/50). Wir nehmen daher keinen Anstand, diese Bildungen als sechste Schlundtaschen (6. Schl. T.) zu bezeichnen. Zwischen ihnen befindet sich die Anlage des Larynx (La.), dessen Hohlraum noch abgeschlossen ist. In der Umgebung des Larynx beginnt sich der Musc. constrictor Lar. (C. L.) zu differenzieren. — Am abgebildeten Schnitte bemerken wir noch die Rudimente der beiden vordersten Schlundtaschen, die nur mehr in ihren ventralen Abschnitten erhalten geblieben sind und sich vom Ektoderm schon längst zurückgezogen haben.

Verfolgen wir nun die Schnittserie vom abgebildeten Schnitte weg in dorsoventraler Richtung, so treten die unter dem Boden des Kiemendarmes gelegenen Teile des Visceralskelettes zu Tage, die Hyoidknorpel (H. Kn.) und die Branchialplatte (vgl. Taf. 49/50, Fig. 18 H. b.; B. pl.), mit welch letzterer die vier Branchialknorpel (Br. k. 1—4) im Zusammenhange stehen. Zu beiden Seiten befinden sich die Kiemensäcke (K. s.), in welche drei, zwischen den Branchialbögen befindliche Einschnitte münden. Diese Einschnitte bilden die ventralen Ausläufer der Kiemenspalten; sie sind nichts anderes als die durchgebrochenen ventralen Abschnitte der Schlundtaschen, die, wie das Modell 4b, Taf. 47/48 zeigt, mit medialwärts konkaven Rändern an der Innenseite des Ektoderms auslaufen. Der Durchbruch dieser Abschnitte der Schlundtaschen erfolgte genau so, wie der ihrer übrigen ventrolateralen Abschnitte, unter wesentlicher Beteiligung des Ektoderms. Demzufolge sind auch die ventralen Abschnitte der Kiemenspalten in ihrer ganzen Ausdehnung von einer oberflächlichen ektodermalen und einer darunter gelegenen entodermalen Epithelschicht (Ekt., Ent.) ausgekleidet.

Dies gilt auch von den im Bereiche der Kiemenspalten aufgetretenen Filterleistchen (F. l.), welche die erste Anlage des Filterapparates repräsentieren (Goette fasste diese Bildungen als Innenkiemen auf). — Die an den Rändern der Kiemenspalten sich entwickelnden medialen Kiemen (m. K.) verhalten sich hinsichtlich ihrer epithelialen Überkleidung genau so, wie die bereits in Atrophie begriffenen lateralen Kiemen. An ihrem Aufbaue nimmt das Entoderm, welches auch im Bereiche der ventrolateralen Abschnitte der Branchialbögen von den Schlundtaschen aus an der Innenseite des Ektoderms vorgedrungen ist, einen hervorragenden Anteil. Auch der ganze Modus der Entwickelung der medialen Kiemen ist dem der lateralen Kiemen ganz ähnlich. So unterscheiden sich diese Bildungen lediglich durch die Zeit und den Ort ihres Auftretens.

Ich habe sie daher nach Goettes Vorschlag stets als laterale und mediale Kiemen unterschieden (grade so gut könnte man auch von dorsalen und ventralen Kiemen sprechen). Die von anderen gebrauchten Bezeichnungen äussere und innere Kiemen habe ich vermieden, denn erstens kommen die lateralen Kiemen schliesslich ebenso innerhalb des Kiemensackes zu liegen, wie die schon von vornherein vom Kiemendeckel überlagerten medialen, „inneren" Kiemen und zweitens sind die „äusseren" Kiemen — c. g. s. — gerade so Derivate des inneren Keimblattes, wie die medialen Kiemen.

Interessant ist nun, dass genau gegenüber den ventralen Enden der sechsten Schlundtaschen, an der kaudalen Seite der sechsten Arterienbögen (6. A. b.) sich spornförmige Einsenkungen des Ektoderms gebildet haben (in der Abbildung mit einem * bezeichnet), die in jeder Beziehung den in die vorhergehenden Schlundtaschen eingedrungenen Ektodermkeilen ähnlich sind. Durch diese Vorsprünge, welche die rudimentären sechsten Schlundtaschen nie erreichen, werden nun die vierten Branchialbögen auch an ihrer Aussenseite abgegrenzt. An ihrer medialen Seite erfolgt ihre Abgrenzung durch die sechsten Schlundtaschen. An der, den dritten Kiemenspalten zugewendeten, vorderen Seite dieser Bögen kommen mediale Kiemen zur Anlage. — Am abgebildeten Schnitte fällt uns noch eine medioventrale Ausladung der Darmwand auf, die zwischen den vierten Branchialknorpeln bezw. dem an diese herantretenden Musc. subbranchialis gelegen ist. Diese Ausladung gehört dem Sulcus prälaryngeus (S. p. l.) an, (vgl. auch Taf. 49/50, Fig. 17). — Die beiden ersten Schlundtaschen sind an ihren ventralen Enden getroffen, die sich zwischen die Quadrat- (Qu.) und Hyoidknorpel (H. kn.) bezw. zwischen die letzteren und die I. Branchialknorpel (I. B. kn.) einsenken.

Durchmustern wir die Serie von dem auf Taf. 49/50, Fig. 17 abgebildeten Schnitte weg in dorsaler Richtung, so können wir

die sechsten Schlundtaschen in typischer Lagerung, zwischen den vierten Branchialknorpeln, bezw. den Musc. levator. dieser Knorpel und den Dilatatores laryngis bis an die dorsale Wand des Kiemendarmes verfolgen. Ein Schnitt durch die mittlere Höhe des Kiemendarmes ist teilweise auf Taf. 49/50, Fig. 19 abgebildet. Beiderseits sind vier Schlundtaschen getroffen, die dritten, vierten, fünften und sechsten Schlundtaschen. Die vierte Schlundtasche der rechten Seite erscheint — da der Schnitt nicht genau in frontaler Ebene geführt ist — noch durchgängig (dritte Kiemenspalte). Die beiden ersteren Schlundtaschen sind gegen die lateralen Ecken der Kiemendarmhöhle zusammengedrängt, welche eine beträchtliche Breitenausdehnung aufweist. Die fünften und sechsten Schlundtaschen befinden sich an der in transversaler Ebene eingestellten kaudalen Wand des Kiemendarmes. Die vierten und dritten Branchialknorpel (III., IV. B. Kn.) sind im Bereiche ihrer dorsalen Kommissuren getroffen. An der medialen Seite der vierten Branchialknorpel verlaufen die zugehörigen Muscul. levatores, an deren Rückseite die sechsten Arterienbögen zu liegen kommen. Weiter dorsal (vgl. Taf. 49/50, Fig. 20) finden wir diese Arterienbögen mediokaudal von den genannten Muskeln, kaudolateral von den sechsten Schlundtaschen. Die letzteren erscheinen als markante Epithelfalten, welche medial von den Musc. levat. arc. branchial 4 an der Hinterwand der Kiemendarmhöhle emporziehen. Die fünften Schlundtaschen vermissen wir in der abgebildeten Region des Kiemendarmes, sie wären zwischen den dritten Arterienbögen und den Musc. levat. arc. branch. 4 zu suchen. Die vierten Schlundtaschen finden sich in typischer Lagerung. Von ihnen weg ziehen zwei, kaudalwärts konvergierende, faltenförmige Erhebungen (*) der dorsalen Wand des Kiemendarmes. Zwei weitere, solche Erhebungen bestehen kranial von den Aortenwurzeln, medial von den Einmündungsstellen der dritten und vierten Arterienbögen (**). Kaudal vom Quadratknorpel (Qu.) sieht man die von den zweiten Schlund-

taschen gelieferten Thymusanlagen (Thym.). Der Umstand, dass wir an der dorsokaudalen Wand des Kiemendarmes die fünften Schlundtaschen in einer Region, in der sich die vierten und sechsten Schlundtaschen noch vorfinden, vermissen, mahnt bei der Deutung der als sechste Schlundtaschen bezeichneten Epithelfalten zu besonderer Vorsicht[1]). Berücksichtigt man jedoch die Kontinuität dieser Bildungen, die sich von der Ebene des Schnittes Taf. 49/50, Fig. 17 durch 20 Schnitte à 10 μ bis an die dorsale Wand des Kiemendarmes verfolgen lassen, sowie das Verhalten jüngerer Stadien, in denen an genau denselben Stellen, in genau denselben Beziehungen zur Umgebung, insbesondere zu den sechsten Arterienbögen sich unzweifelhaft als sechste Schlundtaschen zu deutende Formationen vorfanden, so gelangt man zur Überzeugung, dass die in Rede stehenden, noch in so vorgeschrittenen Entwickelungsstadien vorhandenen Epithelfalten thatsächlich als sechste Schlundtaschen aufzufassen sind. — Im Laufe der weiteren Entwickelung verstreichen die Falten — zunächst in ihren mittleren Abschnitten — ohne Derivate zu hinterlassen.

Bei **Raniden, Bufoniden** und **Hyliden** erfolgt die Anlage der Lungen in ganz übereinstimmender Weise, wie bei Bombinator. Auch bei diesen Formen treten an den Seitenwänden des Vorderdarmes paarige, bilateral-symmetrisch angeordnete Ausladungen auf, die sogenannten primitiven Lungenrinnen, die dann sekundär durch eine ventrale, quer verlaufende Rinne, die sog. Bifurkationsrinne, miteinander verbunden werden. Diese Rinnen vertiefen sich zu Divertikeln, den seitlichen Lungenbuchten, aus denen die zu beiden Seiten der Magen-

[1]) Selbstverständlich können bei der Beurteilung dieser Frage nur tadellos konservierte Objekte in Betracht gezogen werden, bei denen das Entoderm nirgends, auch nicht im geringsten Masse von der Unterlage abgehoben ist; denn durch solche lokale Abhebungen des Entoderms werden mitunter faltenartige Bildungen zustande kommen, die natürlich als Artefakte anzusehen sind.

anlage sich vorschiebenden Lungensäcke hervorgehen. Auch die Abschnürung des ventralen Abschnittes des Vorderdarmes, an dem diese Bildungen auftreten, vom übrigen Vorderdarme setzt, wie bei Bombinator, kaudal von der Gegend der Bifurkationsrinne ein und greift dann in kranialer Richtung bis nahe ans vordere Ende des Vorderarmes vor, woselbst der Aditus ad laryngem zur Ausbildung kommt. Hierbei handelt es sich um ein Auseinanderweichen der vorübergehend miteinander vereinigten ventrolateralen Wandabschnitte des Vorderdarmes. Bei Raniden und Bufoniden kommt auf solche Weise das ganze Lumen des kranialen Abschnittes des Vorderdarmes zur Obliteration, so dass bei diesen Formen die Kiemendarmhöhle — eine Zeit lang — nach rückwärts zu vollständig abgeschlossen erscheint. Der laryngotracheale Hohlraum beginnt sich bereits auszuweiten, während die Anlage des Ösophagus — noch solide ist.

Auch hinsichtlich der Anlage der sechsten Schlundtaschen herrscht bei allen untersuchten Anuren volle Übereinstimmung. Besonders prägnant sind diese Taschen bei Rana temp. ausgebildet, bei Larven, deren laterale Kiemen sich im Zustande der reichsten Entfaltung befinden, und die Darmwand aus grossen, meist rundlich gestalteten, mit Dotterplättchen beladenen Zellen besteht. Die beiden Abbildungen Fig. 21 und 22 Taf. 49/50 stellen Schnitte dar, die durch die dorsalen und ventralen Enden dieser Taschen geführt sind. Im Schnitte 21 sind alle sechs Schlundtaschen getroffen, von denen die dritten bereits zu den zweiten Kiemenspalten durchgebrochen sind[1]). Auch an diesem Schnitte offenbart sich hinsichtlich des Verhaltens des Ektoderms zu den Schlundtaschen dasselbe Bild wie bei Bombinatorlarven. Die Zwischenräume zwischen den sechsten und den fünften Schlundtaschen entsprechen genau den Intervallen,

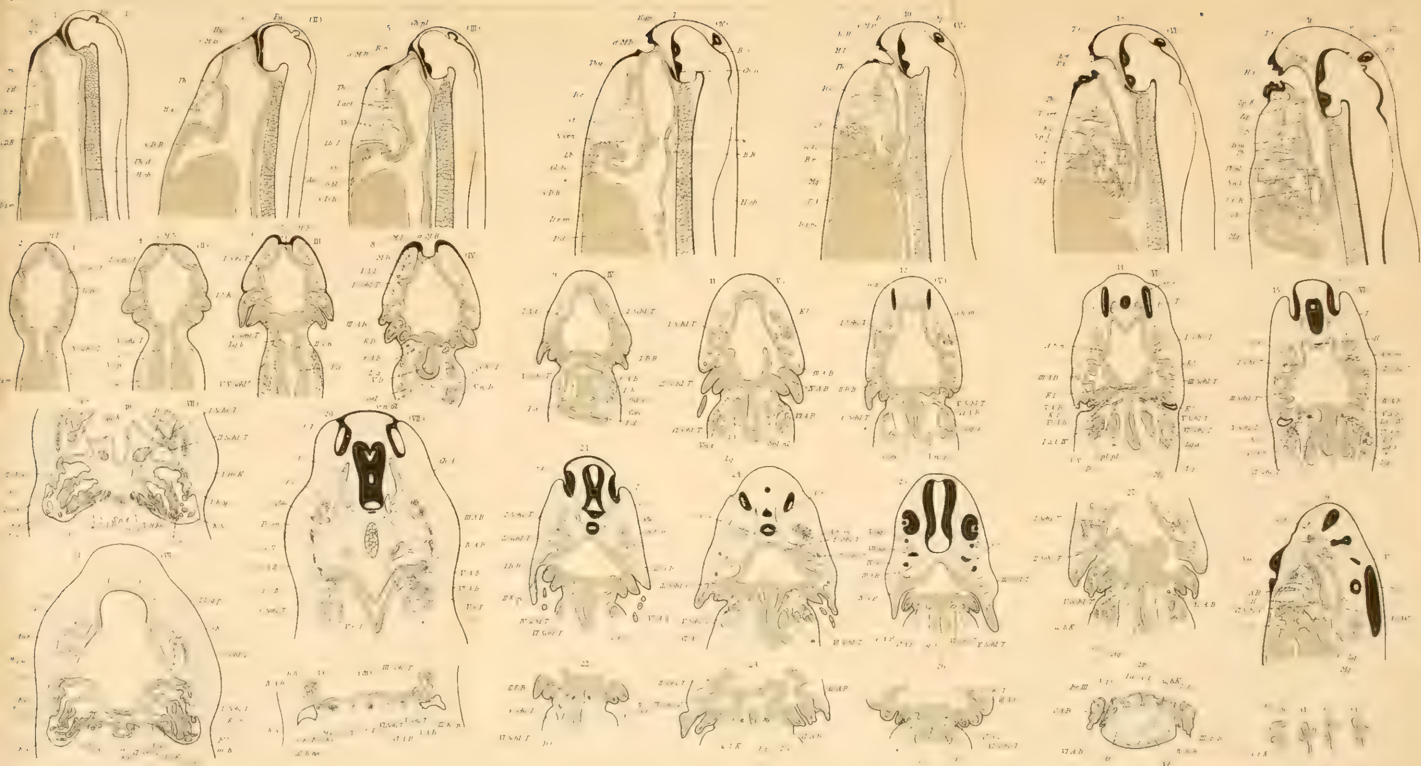
[1]) Bei diesen Formen brechen bekanntlich auch die zweiten Schlundtaschen an ihren ventralen Enden durch.

die zwischen den vorhergehenden Schlundtaschen bestehen. Auch die topischen Beziehungen der sechsten Schlundtaschen zu den sechsten Arterienbögen und zu den Abgangsstellen der Lungenarterien (Lg. a.) stimmen mit den Verhältnissen bei Bombinator überein. — Die Lungen weisen bei dem in Rede stehenden Entwickelungsstadium von Rana, das ist bei Larven mit ca. 6 mm Körperlänge denselben Grad der Ausbildung auf, wie bei Bombinatorlarven aus dem Stadium V, sind also in ihrer Entwickelung relativ weiter vorgeschritten. — An einem 80 μ weiter ventral geführten Schnitte durch eine solche Larve (vgl. Taf. 49/50, Fig. 22) treten die sechsten Schlundtaschen in denselben Grössenverhältnissen an der ventrokaudalen Seite des Bodens der Kiemendarmhöhle vor, genau in derselben Lagerung wie bei Bombinator. Medial von ihnen finden sich die Durchschnitte durch die Anlagen des Musc. dilatat. laryngis (M. d. l.); lateral von ihnen die von den sechsten Arterienbögen durchzogenen vierten Branchialbögen.

Untersuchen wir nun dieselbe Stelle der ventralen Darmwand bei etwas älteren Larven mit 8 mm Körperlänge, die hinsichtlich der Gestaltung des Darmtraktes auf derselben Entwickelungsstufe stehen, wie Unkenlarven aus dem Stadium VI, so zeigt sich folgendes Verhalten (vgl. Taf. 49/50, Fig. 23). Aus den leistenförmigen Erhebungen der ventralen Enden der sechsten Schlundtaschen sind solide Zapfen geworden, die parallel den fünften Schlundtaschen nach aussen, ventral- und kaudalwärts vortreten (u. b. K.). Diese soliden, zapfenförmigen Vorsprünge weisen zu den sechsten Arterienbögen, sowie zu den Musc. dilatat. laryngis (M. d. l.) genau dieselben Lagebeziehungen auf, wie vorhin die ventralen Enden der sechsten Schlundtaschen. Auf der etwas tiefer liegenden rechten Seite des abgebildeten Schnittes erscheint dieser Zapfen an seinem freien Ende getroffen und daher von der Darmwand isoliert. Verfolgen wir die Serie von diesem Schnitte aus in dorsaler Richtung, so

finden wir beiderseits, von dieser zapfenförmigen Epithelknospe ausgehend, eine faltenförmige, niedrige Ausladung der kaudalen Wand des Kiemendarmes, die in der Ebene des auf Taf. 49/50, Fig. 24 abgebildeten Schnittes lateral von einem mit einem * bezeichneten Vorsprunge der ventralen Wand des Vorderdarmes, also genau so, wie die sechsten Schlundtaschen bei Bombinator (vgl. Taf. 49/50, Fig. 12, 15) endigt. Diese Ausladungen der kaudalen Wand des Kiemendarmes entsprechen den mittleren und dorsalen Abschnitten der sechsten Schlundtaschen jüngerer Larven, deren ventrale Enden nun zapfenförmig vergrössert und verdickt erscheinen. Auch an einigen, aus äusseren Gründen nicht zur Abbildung gelangten, am Anatomenkongresse zu Jena demonstrierten Modellen konnte ich mich aufs Deutlichste davon überzeugen, dass diese zapfenförmigen Epithelknospen im Bereiche der sechsten Schlundtaschen entstanden sind, welche bei Bombinator an den korrespondierenden Stellen keine auffällige Verdickung erkennen lassen. Ich habe daher diese Gebilde, die von anderen als supraperikardiale, auch postbranchiale Körper beschrieben worden sind, mit Rücksicht auf ihre Entstehung aus den ventralen Enden der sechsten Schlundtaschen als **ultimobranchiale Körper** (u. b. K.) bezeichnet.

Bei **Bufo** und **Hyla** liegen hinsichtlich der Anlage der sechsten Schlundtaschen sowie der ultimobranchialen Körper ganz ähnliche Verhältnisse vor, wie bei Rana. Die sechsten Schlundtaschen treten z. B. bei Bufo vulg. als ganz unscheinbare Ausladungen der kaudalen Wand des Kiemendarmes auf (vgl. Taf. 49/50, Fig. 25, 26, 6. Schl. t.) und sind genau so gelagert, wie bei den im vorhergehenden besprochenen Formen. Schon frühzeitig, bei Larven, die dem Stadium 5 von Bombinator entsprechen, beginnen sie sich an ihren ventralen Enden zu verdicken und zu zapfenförmigen Gebilden auszuwachsen. Diese Fortsätze sind anfänglich ganz solid, nach aussen und ventral-



wärts gerichtet und gehen mit breiter Basis von der Darmwand ab. Ihnen gegenüber springt, wie bei Bombinator und auch bei Rana, je ein Ektodermsporn ein (Taf. 49/50, Fig. 26 *), der den vierten Branchialbogen nach rückwärts zu abgrenzt. Bei nur um weniges älteren Bufolarven beginnen sich die zapfenförmig vortretenden, ventralen Enden der sechsten Schlundtaschen von der Darmwand abzuschnüren und lösen sich von dieser schliesslich als freie ultimobranchiale Körper vollständig los (vgl. Taf. 49/50, Fig. 27, 28, u. b. K.). Diese Gebilde liegen dann zwischen der Darmwand und dem Herzbeutel, zu beiden Seiten der Larynxanlage. Die übrigen bei der Bildung der ultimobranchialen Körper unbeteiligten, seitlichen und dorsalen Abschnitte der sechsten Schlundtaschen bleiben eine Zeit lang erhalten und verstreichen dann, ohne Derivate zu hinterlassen.

Die ultimobranchialen Körper sind also bei ihrer ersten Anlage solide Bildungen. Erst nach erfolgter Abschnürung tritt in ihnen ein centrales Lumen auf, so dass sie dann als Bläschen erscheinen. Dies gilt sowohl für Raniden, Bufoniden und Hyliden. Bei den letzteren sind sie besonders klein und zierlich. Das allmähliche Fortschreiten der Gestaltung der ultimobranchialen Körper soll noch eine Serie von Sagittalschnitten durch Ranalarven veranschaulichen, die z. T. auf Taf. 49/50, Fig. 29—33 abgebildet sind. In Fig. 29 ist der ganze Vorderkörper der Larve eingezeichnet; am Kiemendarme bemerken wir eine, gegen die Perikardialhöhle (P. h.) hin gewendete solide Ausladung der Darmwand, die noch als sechste Schlundtasche (6. Schl. t.) zu bezeichnen ist. Bei etwas älteren Larven (vgl. Fig. 30, welche nur die in der Abb. 29 gestrichelt angegebene Partie der Darmwand darstellt) ragt diese Ausladung bereits zapfenförmig vor, dann (Fig. 31) tritt an der Abgangsstelle eine ringförmige Einschnürung ein, so dass das Gebilde wie gestielt aussieht. Nach erfolgter Abschnürung ist es vollkommen von der Darmwand isoliert (Fig. 32). Erst dann tritt

ein Lumen auf (Fig. 33); aus dem soliden ultimobranchialen Körper ist ein Bläschen geworden. — Bei der stetig zunehmenden Verbreiterung des Kiemendarmes entfernen sich die freigewordenen ultimobranchialen Körper verhältnismässig ganz wenig von der Larynxanlage und scheinen daher bei älteren Larven — relativ — weiter medial zu liegen als zur Zeit ihrer Entstehung. — Auf ihre weiteren Umbildungen einzugehen, lag nicht im Rahmen der vorliegenden Arbeit.

Zusammenfassung der Resultate[1]).

1. Die **Lungen** kommen bei anuren Amphibien bilateral symmetrisch zur Anlage und zwar in Form von Längsrinnen, die an der inneren Oberfläche der ventrolateralen Wandabschnitte des Vorderdarmes auftreten. Diese Rinnen bilden mit Längsachse des Vorderdarmes kaudoventralwärts offene Winkel von ca. 40°, während die im Bereiche des benachbarten Kiemendarmes auftretenden Schlundtaschen senkrecht auf die Achse des Darmrohres eingestellt sind. — Die **Lungenrinnen** treten zu einer Zeit auf, in der erst vier Schlundtaschen angelegt sind; erst im Laufe der weiteren Entwickelung bilden sich zwischen diesen Schlundtaschen und den Lungenanlagen die fünften und sechsten Schlundtaschenpaare aus, in einer Entwickelungsphase, in der die Lungenanlagen schon weiter entwickelt sind. — Die Zwischenräume zwischen den

1) Nr. 6 und 7 in vorläufiger Mitteilung.

Lungenanlagen und den sechsten Schlundtaschen sind grösser als die Intervalle zwischen den einzelnen Schlundtaschen. — **Aus diesen Thatsachen ergiebt sich, dass die Lungenanlagen mit den Schlundtaschen nichts zu thun haben**, sie entwickeln sich getrennt, zeitlich und räumlich vollkommen unabhängig von diesen. Insbesondere treten sie viel früher und an ganz anderer Stelle auf, als die sechsten Schlundtaschen.

2. Die Lungenrinnen vertiefen sich zu seitlichen, taschenartigen Buchten, welche in die ihnen vorgelagerte, verdickte Splanchnopleura eindringen und zu den sogenannten primitiven **Lungensäcken** auswachsen.

3. Die an den seitlichen Darmwänden vortretenden Lungenanlagen werden durch eine, an der ventralen Wand des Vorderdarmes sich ausbildende quere Rinne, die sog. **Bifurkationsrinne** mit einander in Verbindung gesetzt. Diese Rinne bildet gewissermassen eine ventrale Kommissur der Lungenanlagen. – Der kranial von der Bifurkationsrinne gelegene Abschnitt der ventralen Wand des Vorderdarmes wird durch das Zusammentreten seiner seitlichen Wände zu einer Längsrinne gestaltet, der sog. **Laryngotrachealrinne** welche durch die völlige Vereinigung der ventrolateralen Wandabschnitte vorübergehend zur Obliteration kommt und als laryngotrachealer Hohlraum wieder eröffnet wird.

4. Die Lungenanlagen, sowie das Gebiet der beiden vorerwähnten Rinnen werden an ihrer dorsalen und kaudalen Seite von der benachbarten Wand des Vorderdarmes (Anlage der Speiseröhre) abgeschnürt und bleiben nur mehr im Bereiche des

vorderen Endes des Vorderdarmes mit diesem im Zusammenhange. Auf diese Weise entsteht das unpaare, mediane Anfangsstück der Luftwege (s. st.) die Stimmlade **(Tractus laryngotrachealis)**.

5. Bei Bombinator bilden sich die **sechsten Schlundtaschen** zurück, ohne Derivate zu hinterlassen. Bei den übrigen untersuchten Anuren hingegen entwickeln sich aus ihren ventralen Abschnitten die von mir als **ultimobranchiale Körper** bezeichneten Gebilde, während die übrigen Abschnitte der sechsten Schlundtaschen der Rückbildung verfallen.

6. Die Bildung der **Mundöffnung** und der **Kiemenspalten** wird durch das Vordringen des Ektoderms in das Bereich des Kiemendarmes (innere Mundbucht, Schlundtaschen) eingeleitet. Demzufolge werden die den Durchbruchstellen benachbarten Bezirke der Darmwand an ihrer Oberfläche von einer ektodermalen Zellschichte überkleidet, welche sich auch am Aufbaue der in diesem Gebiete zur Anlage kommenden Gebilde (Zahnanlagen, Filterapparat etc.) beteiligt.

7. Am Aufbaue der **Kiemen**, sowohl der lateralen (äusseren), wie der medialen (inneren), nimmt das Entoderm in hervorragenderem Masse Anteil, als das Ektoderm. Demgemäss sind diese, bisher als Hautkiemen aufgefassten Gebilde mit grösserer Berechtigung als Darmkiemen zu bezeichnen.

Besprechung der Litteratur.

Was nun die den Gegenstand unserer Abhandlung betreffende Litteratur anbelangt, so kommt in erster Linie das be-

reits in der Einleitung erwähnte Werk Goettes (9) in Betracht, welches allen weiteren Untersuchungen als Grundlage diente. Goette erwähnt die Anlage der Lungen in diesem Werke zuerst auf S. 744. Er spricht hier von „paarigen, seitlichen Darmblattfalten, die dicht hinter den letzten (d. h. fünften) in den Kopf vorgerückten Schlundfalten entstehen" und verteidigt im Anschlusse daran die Hypothese, dass die Lungen weniger weit veränderte Homologa der Darm- oder Innenkiemen seien, als andere Bildungen (Paukenhöhle). Demgegenüber soll an dieser Stelle nochmals betont werden, dass die Lungen früher auftreten, als die beiden letzten Schlundtaschenpaare, die sich zwischen ihnen und den vierten Schlundtaschen entwickeln und auch die Richtung der Lungenfalten eine von der Einstellung der Schlundtaschen total verschiedene ist. Letztere kommen senkrecht auf die Achse des Darmrohres zu stehen, erstere verlaufen annähernd parallel der Längsrichtung des Darmes. Die Lungen sind also von den Schlundtaschen vollkommen verschiedene Gebilde und dürfen mit diesen daher nicht in eine Reihe gestellt werden. Jedenfalls gebührt aber Goette das Verdienst, als erster die paarigen Anlagen der Lungen erkannt zu haben.

Auf die im obigen citierten Angaben kommt Goette in seinen weiteren Darstellungen nicht mehr zurück, vielmehr beschreibt er in S. 793 die Anlagen der Lungen neuerdings und zwar mit folgenden Worten: „Hinter der Kehlkopfgegend bleibt nicht bloss der dorsale Abschnitt des Lungendarmes — so nennt Goette den kranialen Teil des Vorderdarmes — als vordere Speiseröhre etwas erweitert, sondern auch der ventrale buchtet sich seitlich aus und bildet so die breite Lungenwurzel, deren Höhle mit dem Kanal der vorderen Speiseröhre noch einige Zeit lang durch eine hintere Fortsetzung der Stimmritze in Verbindung bleibt." Goette bezieht sich dabei auf eine Abbildung (Taf. XV. Fig. 277), die meiner Textabbildung IV β ent-

spricht. Dass die so entstandene „quere Erweiterung der Darmblattröhre“ nur durch eine Ausweitung der schon viel früher angelegten seitlichen Lungenfalten bedingt wird, findet sich bei Goette nirgends erwähnt, trotzdem dieses Verhalten im Werdegange der Lungen als der springende Punkt zu bezeichnen ist. „Erst nachdem die Lungenwurzel jederseits in die Lungenschläuche ausgewachsen ist,“ heisst es weiter (S. 794), „schnürt sich ihr Darmblattsack von der Auskleidung der Speiseröhre ab, bleibt aber so kurz, dass die Unterscheidung des Kehlkopfes und der Lungenwurzel als Homologon einer Luftröhre endlich illusorisch wird.“ Im Anschlusse an diese Angaben stellt Goette dann weiter dar, wie die aus der Lungenwurzel ausgewachsenen Lungenschläuche handschuhfingerförmig in die ihnen vorgelagerte, verdickte Splanchnopleura hineinwachsen und zu blind geschlossenen Hohlcylindern werden, welche die epitheliale Auskleidung der Lungen liefern.

Über die erste Anlage des Kehlkopfes äussert sich Goette folgendermassen: „Die seitlichen Leisten, welche am Boden der Schlundhöhle längs der Grenzen der inneren Kiemen sich erheben, konvergieren rückwärts in dem Masse, dass sie beim Übergange in den Vorderdarm eine enge mediane Spalte einfassen, in welcher Form sich dann auch die untere Hälfte des vordersten Lungendarmes darstellt, während die über diesen Leisten befindlichen Mündungen der Innenkiemen in die obere Hälfte dieses Darmstückes zu einem breiten Schlauche zusammenfliessen. Darauf verschmelzen diese Leisten dort, wo sie an der hinteren Kopfgrenze zusammenstossen, vollständig und schliessen so die spaltförmige untere Hälfte des vorderen Lungendarmes oder die Anlage des Kehlkopfes nach vorne ab, so dass sie nur aufwärts mit der breiten oberen Hälfte oder dem Eingang in die Speiseröhre kommuniziert. Diese Verbindung bleibt immer spaltförmig und wird daher, während sich die darunter liegende Kehlkopfhöhle erweitert, zur Stimmritze.“ (S. 793.) — Diese

Angaben fand ich an den mir vorliegenden Präparaten nicht bestätigt. Was zunächst die Bildung der am Boden der Kiemendarmhöhle vortretenden Leisten, der sogenannten Kiemenleisten anbelangt (vergl. Taf. II Fig. 12, 14; K. l.), so erfolgt dieselbe zu einer Zeit, in der die Kehlkopfanlage im Sinne Goettes bereits nach vorne abgeschlossen ist. Diese Leisten vereinigen sich miteinander vor dem Sulcus praelaryngeus, also noch im Bereiche des Kiemendarmes und greifen nicht auf das Gebiet des Vorderdarmes über (vergl. auch Sag. Schnitt. Taf. II Fig. 13, 16). Die an der Ventralseite erfolgende Vereinigung der lateralen Wandabschnitte des Vorderdarmes, bezw. die Bildung jenes Wulstes (vgl. Taf. II Fig. 10), der „die spaltförmige untere Hälfte des Lungendarmes nach vorne abschliesst, ist ein ganz selbständiger Vorgang, der unabhängig von den Entwickelungsvorgängen am Kiemendarme einsetzt. Er vollzieht sich, wie wir gesehen haben, in der Weise, dass die gegenüberliegenden, ventrolateralen Wandabschnitte des Vorderdarmes sich einander nähern und schliesslich vereinigen. Die Kommunikation, die Goette als Stimmritze bezeichnet, findet sich hinter dem so entstandenen Wulste; sie entspricht aber nicht dem späteren Aditus ad laryngem, sondern liegt weiter kaudal, in der Gegend der späteren Bifurkationsstelle der Trachea. Diese Kommunikation wird schliesslich, durch die vollständige Vereinigung der ventrolateralen Wandabschnitte, sowie durch die von der kaudalen und lateralen Seite her erfolgende Abschnürung der Pars laryngotrachealis vollständig aufgehoben. Der Aditus ad laryngem, die Stimmritze, entsteht vielmehr durch einen sekundär erfolgenden Durchbruch jener Zellmasse, welche „die spaltförmige, untere Hälfte des vorderen Lungendarmes nach vorne zu abschliesst." Den zwischen der Durchbruchsstelle des Aditus ad laryngem und der Bifurkationsstelle der Pars laryngotrachealis befindlichen Abschnitt der Luftwege finde ich, der gedrungenen

Gestalt der Tiere entsprechend, relativ von nicht unbedeutender Längenausdehnung. Die sechsten Schlundtaschen kannte Goette nicht, denn er spricht S. 676 von einer „Ermangelung“ derselben.

Goeppert (8) hält sich bei der Darstellung der Entwickelungsgeschichte der Lungen in Hertwigs Handbuch an die Angaben Goettes und deutet unter Bezugnahme auf dessen Abbildung Taf. XV, Fig. 277 den ventralen Abschnitt des Vorderarmes, von welchem die seitlichen Lungenrinnen ausgehen, als ventrale Lungenrinne und deren seitlichen Ausladungen als Lungensäcke. Diese Lungenrinne soll als eine Ausbuchtung der ventralen Vorderdarmwand entstehen, die sagittal gestellt, in ganzer Ausdehnung mit dem übrigen Darmlumen kommuniziert und sich von ihrem kaudalen Ende aus von dem zum Ösophagus werdenden Teile des Darmrohres abschliesst. Gleichzeitig oder schon vor dieser Abschnürung sollen aus ihrem kaudalen Ende in die Leibeshöhle einragend die primitiven Lungensäcke entstehen (S. 84). Meine Untersuchungen haben gezeigt, dass sich der fragliche Prozess bei Anuren — dasselbe gilt aber auch für Urodelen — damit eingeleitet wird, dass an den seitlichen Wänden des Vorderdarmes in paariger, vollkommen bilateralsymmetrischer Anordnung die sog. Lungenrinnen angelegt werden, die sich alsbald zu seitlichen Buchten vertiefen. Dann erst, also sekundär, werden die Lungenbuchten durch eine, an der ventralen Wand des Vorderdarmes auftretende quer verlaufende und auf sie übergreifende Rinne miteinander in Verbindung gesetzt. Die Stelle, wo sich diese quere Rinne bildet, entspricht der späteren Bifurkationsstelle der Trachea, deshalb habe ich die Rinne als Bifurkationsrinne bezeichnet. Gleichzeitig wurde die vor dieser Rinne gelegene ventrale Wand des Vorderarmes durch das Vortreten der ventrolateralen Wandabschnitte desselben — also passiv — zu einer medianen Rinne gestaltet, die von mir als Laryngotrachealrinne

bezeichnet wurde und der von Goeppert als ventrale Lungenrinne gedeuteten Formation entspricht. Diese Rinne setzt sich an ihrem kaudalen Ende unmittelbar in die quer verlaufende Bifurkationsrinne fort und bildet mit dieser gewissermassen eine ventrale Kommissur der Lungenanlagen. Wir müssen nun aber daran festhalten, dass diese Rinnenbildungen später, als die Lungenanlagen und bis zu einem gewissen Grade von diesen unabhängig aufgetreten sind, d. h. es haben sich nicht die Lungen am kaudalen Ende der ventralen Rinne entwickelt, sondern die Rinnenbildungen sind zwischen und vor den Lungenanlagen entstanden, diese miteinander verbindend. Auf diese Weise wurden also die zwischen und vor den Lungenbuchten gelegenen Wandabschnitte des Vorderdarmes in die Anlagen der Luftwege gewissermassen einbezogen und bilden nach erfolgter Abschnürung von der dorsal benachbarten Wand des Vorderdarmes (der Anlage des Ösophagus) ein Zwischenstück zwischen den Lungenanlagen (s. st.) und dem Vorderdarme, dem Tractus laryngotrachealis. Erst durch die Einschaltung dieses Zwischenstückes wurde der Zugang zu den Luftwegen s. st. so nahe an die kaudale Grenze des Kiemendarmes gerückt. — Wir haben also, um diese nochmals zu präzisieren, bei der Anlage der Luftwege im engeren Sinne drei Prozesse zu unterscheiden: 1. Die Bildung der paarigen, primitiven Lungenrinnen und -buchten; 2. Die Verbindung dieser Buchten durch die querverlaufende Bifurkationsrinne, sowie die in deren kranialer Fortsetzung entstehende Laryngotrachealrinne und 3. die Abschnürung der Lungenbuchten und der ventralen Rinnenbildungen von der dorsal und kaudal benachbarten Wand des Vorderdarmes bezw. der Anlage des Ösophagus.

Weysse (10) veranschaulicht in seinen Abbildungen 3 und 4, Taf. 32 zwei frühe Stadien der Lungenentwicklung bei Rana temp. Die Abbildungen entsprechen meinen Abbildungen IIβ,

III β. Nach seiner Ansicht hat die erste Anlage der Lungen nur geringe Ähnlichkeit mit einer Ausstülpung des Vorderdarmes. Weysse macht diese Angabe wohl mit Rücksicht darauf, dass die Bildung der Lungen mit einer rinnenförmigen Einsenkung an der inneren Oberfläche des Darmes einsetzt, der anfänglich an der äusseren Oberfläche keinerlei Erhebung entspricht. Auf die weitere Entwickelung dieser Anlage geht Weysse nicht ein. — Von einer „festen Bestimmung einer Gruppe von Dotterzellen zur Anlage der Lungen (durch Pigmentablagerung gekennzeichnet) konnte ich mich ebensowenig überzeugen, wie von einer solchen Bestimmung der Leberanlage. Ich komme übrigens auf diese Verhältnisse noch an anderer Stelle zurück.

Die Existenz der sechsten Schlundtaschen und deren Beziehungen zu den von mir als ultimobranchiale Körper bezeichneten Gebilden war allen, die sich bisher mit der Entwickelungsgeschichte des Kiemendarmes der Anuren und seiner Derivate beschäftigten, unbekannt geblieben. Ihre Entdeckung ist ist insbesondere für die Beurteilung der morphologischen Dignität der ultimobranchialen Körper von Belang.

Die ultimobranchialen Körper der Anuren wurden zuerst von Leydig (12) (1853) entdeckt und als Glandes thyreoides accessoires beschrieben.

Meuron (16) untersuchte ihre Anlage bei Bufo vulgaris und bildet sie (Taf. 24, Fig. 8, 8a) in einem ziemlich vorgeschrittenen Entwickelungsstadium ab. Nach seiner Auffassung handelt es sich um Divertikel der Wand des Pharynx, die hinter den Kiemenspalten zur Anlage kommen und gegen das Perikardium zu sich vorwölben. Die Divertikel sollen sich dann von der Pharynxwand abschnüren und Kugeln mit centraler Höhlung bilden (S. 541). Ein derartiges Verhalten, die Bildung einer Falte (repli), wie sich Meuron ausdrückt, habe ich bei keiner der untersuchten Formen beobachten können. (Die sechste Schlundtasche kann damit nicht gemeint sein.) Sowohl bei

Rana, wie bei Bufo und Hyla ist die erste Anlage des ultimobranchialen Körpers ein solider Epithelzapfen, der erst nach erfolgter Abschnürung ein Lumen erhält. Ich bemerke, dass die von Meuron gegebene Abbildung, die meiner Abbildung 28 Taf. 2 zu vergleichen ist, nicht den „moment d'apparition" darstellt — wenigstens auf der linken Seite des Schnittes — sondern ein ziemlich vorgeschrittens Entwickelungsstadium. Ob die auf der rechten Seite abgebildete Falte wirklich als ultimobranchialer (supraperikardialer) Körper zu bezeichnen ist, erscheint mir zweifelhaft; erstens fällt mir auf, dass ein so schief geführter Schnitt wie der von Meuron abgebildete, gleichzeitig beide ultimobranchiale Körper trifft, zweitens ist es unwahrscheinlich, dass dieses Gebilde auf der einen Körperseite als einfache Falte, auf der anderen Seite als eine von der Darmwand abgeschnürte Kugel auftritt — es müsste denn eine Varietät vorliegen, die dann natürlich nicht das typische Verhalten veranschaulicht. Ich selbst habe unter den — cirka 80 — daraufhin untersuchten Anurenlarven niemals ein derartiges Verhalten konstatieren können. Andererseits ist darauf aufmerksam zu machen, dass bei ungünstiger Konservierung sehr leicht Abhebungen des Entoderms vorkommen, die dann faltenartige Bildungen vortäuschen; an dem von Meuron abgebildeten Schnitte lässt das Verhalten der Chorda dorsalis auf einen nicht glänzenden Konservierungszustand schliessen. — In seinen weiteren Ausführungen giebt Meuron Aufschlüsse über das weitere Schicksal der ultimobranchialen Körper, die während der Metamorphose ihr Lumen verlieren und sich in zwei bis drei Läppchen auflösen. Meuron bezeichnet die fraglichen Gebilde stets als supraperikardiale Körper und vergleicht sie mit den von van Bemmlen bei Selachiern entdeckten und mit diesem Namen belegten Gebilden.

van Bemmelen (2) konnte die Entwickelung der ultimobranchialen Körper bei den Embryonen von zahlreichen

Selachierformen, sowohl von Haien, als von Rochen untersuchen und konstatierte, dass diese Gebilde als cirkumskripte Ausstülpungen der ventralen Darmwand, nach innen und rückwärts von den letzten Kiemenbögen bezw. -spalten entweder nur auf einer, oder auf beiden Seiten auftreten. „Aus der Stelle, wo und der Weise, wie sie sich bilden“, zog van Bemmelen den Schluss, „dass die suprakardialen Körper Reste eines siebenten Kiemenspaltenpaares[1]) sind, welches das Ektoderm nicht mehr erreichte und daher seine ursprüngliche Funktion verloren hat“ (S. 170).

Ich habe nun von einigen Entwickelungsstadien des Dornhaies (Acanthias vulgaris), die Wand des Kiemendarmes modelliert und teile über die hierbei erhobenen Befunde — vorläufig — folgendes mit: Bei Acanthias kommt an den seitlichen Wänden des nach rückwärts sich beträchtlich verengenden Kiemendarmes, kaudal und medial von den sechsten Schlundtaschen ein — von von Bemmelen u. a. nicht beschriebenes — siebentes Schlundtaschenpaar zur Anlage. Diese Schlundtaschen weisen eine ganz geringe Längen- und Tiefenausdehnung auf und reichen am Boden der Kiemendarmhöhle bei weitem nicht so weit kranialwärts und medialwärts, wie die vorhergehenden Schlundtaschen. Von den letzteren reichen die vordersten — die ersten Kiemenspalten — am weitesten medialwärts vor, die folgenden entfernen sich an ihren ventralen Enden successive immer mehr von der Medianebene, so dass diese in zwei Linien zu stehen kommen, die kaudalwärts divergieren. Die ventralen Enden der siebenten Schlundtaschen liegen jedoch ausserhalb des Bereiches dieser Linien, lateral von ihnen. Dieses Verhalten der siebenten Schlundtaschen scheint dadurch bedingt zu sein, dass sich der Boden des Kiemendarmes medial und kaudal von den sechsten Schlundtaschen erheblich vorwölbt,

[1]) Die Hyomandibularspalte als erste Kiemenspalte gerechnet.

bezw. durch die zunehmende Ausdehnung des unter ihm gelegenen Vorhofsabschnittes des Herzens vorgebuchtet wird. Die so entstandene buckelförmige Erhebung des Bodens der Kiemendarmhöhle erscheint lateralwärts, gegen die siebenten Schlundtaschen hin, sowie kaudalwärts durch eine halbmondförmige Furche abgegrenzt, in welche diese Schlundtaschen auslaufen. Man gewinnt den Eindruck, dass diese Schlundtaschen durch die schon frühzeitig eintretende Erhebung der ventralen Wand des Kiemendarmes daran gehindert werden, weiter medialwärts vorzugreifen. Daraus würde sich also der unverhältnismässig grosse Abstand der ventralen Enden der siebenten Schlundtaschen voneinander erklären. — Im Verlaufe der weiteren Entwickelung kommt nun an der Oberfläche dieser buckelförmigen Erhebung der ventralen Darmwand, genau an der Stelle, wo man bei Berücksichtigung der gegenseitigen Lagebeziehungen der vorhergehenden Schlundtaschen bezw. Kiemenspalten die ventralen Enden der siebenten Schlundtaschen erwarten würde, d. h. in der Verlängerung der durch die ventralen Enden der Kiemenspalten gezogenen, nach rückwärts divergierenden Linien die supraperikardialen Körper zur Anlage. (An den von mir untersuchten Exemplaren stets nur linkerseits.) Das Gebilde liegt zugleich in der gedachten, ventromedianen Verlängerung der an der seitlichen Darmwand noch etwas einspringenden, aber bereits im Verstreichen begriffenen siebenten Kiemenfurche, — allerdings infolge der Erhebung des Bodens der Kiemendarmhöhle ihr gegenüber, durch die vorerwähnte halbmondförmige Furche von ihr getrennt. Diese Befunde drängen nun zu der Auffassung, dass bei Acanthias infolge einer für die Ausbildung von Schlundtaschen ungünstigen Erhebung der ventralen Wand des Kiemendarmes, die ventralen Abschnitte der schon von vornherein ganz rudimentären siebenten Schlundtaschen nur

in denjenigen Abschnitten zur Anlage kommen, die durch die Ausbildung von Derivaten — der sogen. supraperikardialen Körper — eine gewisse Beharrlichkeit erlangt haben. — Die betreffende Vorwölbung der ventralen Wand des Kiemendarmes wurde wohl erst durch die von der kaudalen Seite her erfolgende Rückbildung des Kiemenapparates ermöglicht.

Ich erblicke daher in den im vorhergehenden geschilderten Befunden eine unbedingte Bestätigung der Hypothese von van Bemmelen, dass die supraperikardialen Körper der Selachier Reste eines siebenten Kiemenspaltenpaares sind, und halte diese Körper für ultimobranchiale Gebilde. — van Bemmelen findet, dass gegen diese Auffassung die gänzliche Rückbildung der sechsten Kiemenspalten bei Chimära spreche, welche verschwindet, ohne Derivate zu hinterlassen, während hinter den rudimentären fünften Branchialbögen, in einem Gebiete, das den siebenten Schlundtaschen zugehört, typische ultimobranchiale (supraperikardiale) Körper sich entwickeln. Ich teile diese Bedenken nicht in solchem Masse; es ist doch sehr wohl möglich, dass in diesem, unter den Selachiern einzig dastehenden Falle der Verlust der sechsten Schlundtaschen ein erst verhältnismässig so kurze Zeit bestehendes Phänomen ist, dass die ultimobranchialen Körper sich demselben gewissermassen noch nicht angepasst haben — wie z. B. bei den Amphibien — sondern noch an der für die recenten Selachier typischen — s. v. v. gewohnten — Stelle zur Anlage kommen, nämlich im Bereiche der ventralen Enden der siebenten Schlundtaschen. — Es ist zu erwarten, dass auch bei Chimära sechste Schlundtaschen zur Anlage kommen, die aber nicht durchbrechen, sondern verstreichen. So würde also Chimära in dieser Hinsicht bereits ähnliche Verhältnisse darbieten, wie die Amphibien, bei denen die sechsten Schlundtaschen nur in rudimentärer Ausbildung auftreten. Bei diesen Formen haben denn auch diese

Schlundtaschen die Bildung der ultimobranchialen Körper übernommen. Bei höheren Formen ist die Reduktion des Kiemenapparates noch weiter vorgeschritten, es treten nur mehr vier Schlundtaschen auf, von denen die letzten die ultimobranchialen Körper liefern. So erscheinen also diese Gebilde in der Reihe der Wirbeltiere als Abkömmlinge der jeweiligen letzten Schlundtaschen und stehen daher zueinander im Verhältnisse der serialen Homologie.

Mit dieser Auffassung sind nun allerdings die Angaben Maurers (14) nicht in Einklang zu bringen. Maurer beschreibt die Anlage der ultimobranchialen Körper für Rana temp. und esculenta, Bufo ciner., Hyla vir. und Bombinator ign. folgendermassen: „Zu beiden Seiten des Einganges in den späteren Larynx, zwischen diesem und den fünften Schlundfalten findet sich jederseits, an der Stelle, wo man eine sechste Schlundtasche erwarten würde, eine halbkugelige, epitheliale Ausbuchtung. Ihre Wand besteht aus einem mehrschichtigen, sehr hohen Epithel, dessen Zellen viel höher cylindrisch sind, als diejenigen des ventralen Schlundepithels, in welche sie direkt übergehen. Nach ihrer sehr rasch erfolgenden Abschnürung bilden diese Ausbuchtungen geschlossene, zu beiden Seiten des Larynx liegende Bläschen“ (S. 319, 320). Ich habe nun bei Bombinator niemals — es wurden ca. 50 Exemplare untersucht — ultimobranchiale Körper nachweisen können[1]. Das Fehlen

[1]) Ich glaube annehmen zu dürfen, dass in diesem Falle möglicherweise eine Materialverwechselung vorliegt. Die Unkenlarven sehen nämlich den Laubfroschlarven, bei denen stets ultimobranchiale Körper nachweisbar sind, auf den ersten Blick täuschend ähnlich. Ich kann hier aus eigener Erfahrung sprechen. Beim Aufzüchten der Larven hatte sich eine Hylalarve in das Aquarium mit den Bombinatorlarven verirrt. Bei der Aufarbeitung des Materiales wurde sie als vermeintlich Bombinatorlarve signiert und ich war ausserordentlich überrascht, bei diesem Exemplare die ultimobranchialen Körper wohl ausgebildet zu sehen, während ich bei allen übrigen Bombinatorlarven vergeblich nach diesen Gebilden suchte. Gleichzeitig fiel mir auch die relativ viel

dieser Gebilde bei der genannten Species ist insoferne von Interesse, als sich bei dieser Form sehr deutlich zeigen lässt, dass die sechsten Schlundtaschen thatsächlich bis an die Stelle heranreichen, an welcher bei anderen Species ultimobranchiale Körper zur Anlage kommen. Für diesen Nachweis sind auch die Urodelen sehr günstige Objekte, weil bei ihnen die ultimobranchialen Körper meist nur auf einer Seite zur Anlage kommen, und daher der Vergleich mit der Gegenseite, auf welcher die sechste Schlundtasche verschwindet, ohne Derivate zu hinterlassen, sehr leicht durchzuführen ist. So lässt sich denn bei Amphibien mit aller Bestimmtheit der Nachweis erbringen, dass es sich nicht um eine zufällige Verbindung oder eine Zusammenlagerung — wie Drüner (6) in der Debatte zu meinen Auseinandersetzungen meinte — sondern um eine thatsächliche Zusammengehörigkeit handelt.

Geringere Bedeutung lege ich einer zweiten Divergenz Maurers und meiner Angaben bei, welche die Art der Anlage der ultimobranchialen Körper betrifft. Ich habe nämlich bei keiner der von mir untersuchten Anuren beobachten können, dass diese Gebilde als Ausbuchtungen der Darmwand auftreten. Stets habe ich mich davon überzeugen können, dass sie als solide Verdickungen angelegt werden und erst nach ihrer Abschnürung von der Darmwand ein Lumen erhalten. — Von

stärkere Entwickelung der lateralen Kiemen auf. Diese erregte in mir den Verdacht, dass es sich möglicherweise um die Larve einer anderen Species handle. Beim weiteren Vergleich der Larve mit den (übrigen) Unkenlarven ergab sich, dass die Saugwarzen nicht wie bei diesen zu beiden Seiten der Medianebene liegen, sondern weiter lateral, unter den Mundwinkeln, dass die Larve relativ kleiner und weniger pigmentiert ist, als diese. Damit war die Diagnose: Hylalarve gesichert und der rätselhafte Befund erklärt. Für ältere Larven kommen noch folgende Unterscheidungsmerkmale in Betracht. Die Kiemensäcke öffnen sich bei Bombinator genau in der Körpermitte, an der Bauchseite der Larve, bei Hyla an der linken Körperseite. Die Augen treten bei Hyla sehr stark nach beiden Seiten vor, ferner sind die Hylalarven an de Bauchseite viel lebhafter gefärbt und weisen daselbst einen schillernden Glanz auf.

Bedeutung ist die Angabe Maurers, dass die fraglichen Körper sich genau an derselben Stelle entwickeln, an welcher man eine sechste Schlundtasche erwarten würde.

Da Maurer die übrigen Abschnitte der sechsten Schlundtaschen übersehen hat — was bei Untersuchung von Querschnittserien sehr leicht geschehen kann — und daher die fünften Schlundtaschen als letzte betrachtete, so fasste er die Derivate der sechsten Schlundtaschen als postbranchiale Gebilde auf. — Die Frage, ob die ultimobranchialen Körper den suprapérikardialen Körpern der Selachier entsprechen, lässt Maurer in seiner Abhandlung noch offen. Er anerkennt, dass diese Auffassung viel Bestechendes für sich habe, doch spreche auch manches — unter anderem der Fall von Chimära — dagegen. — In seiner Bearbeitung der Entwickelung des Darmsystems in Hertwigs Handbuch (16) tritt Maurer jedoch ganz entschieden gegen die von van Bemmelen vertretene Auffassung auf. Maurer ist zur Ansicht gekommen, „dass die ultimobranchialen Körper unabhängig von den Kiementaschen entstehen und etwas von diesen überhaupt Verschiedenes sind" (S. 143). Dieser Hypothese erscheint nun durch den von mir bei Selachiern und Amphibien, von anderen bei Sauropsiden und Säugern erbrachten Nachweis der Zusammengehörigkeit der fraglichen Gebilde mit den jeweiligen letzten Schlundtaschen der Boden entzogen. Vielmehr erscheint ihre branchiale Natur unzweifelhaft festgestellt. Ich glaube daher, dass die von mir vorgeschlagene Bezeichnung „ultimobranchiale Körper" die morphologische Dignität dieser bei Vertretern fast aller Wirbeltierklassen nachgewiesenen, einander entweder direkt oder serial homologen Gebilde in einwandsfreier Weise charakterisiere.

Innsbruck, am 16. April 1905.

Litteraturverzeichnis[1]).

1. Beard, Thymus elements of the Spiracle in Raya. Anat. Anz. Bd. 18.
2. van Bemmelen, Über vermutliche rudimentäre Kiemenspalten bei Elasmobranchiern. Mitteilungen aus der zool. Station zu Neapel. Bd. 16.
3. — Über die Supraperikardialkörper. Anat. Anz. Bd. 4.
4. Dohrn, Studien zur Urgeschichte der Wirbeltiere. Mitt. d. zool. Stat. z. Neapel. 1884.
5. Gage, Development of the Lungs in the common toad, Bufo legitinosus, and in the three toads (Hyla pickeringii and Hyla versicolor) Science. 1900. N. S. 12.
6. Greil, Über die sechsten Schlundtaschen der Amphibien und deren Beziehungen zu den postbranchialen (supraperikardialen) Körpern. Verhandl. d. anat. Gesellsch. Jena 1904.
7. — Bemerkungen zur Frage nach dem Ursprunge der Lungen. Anat. Anz. Bd. 26.
8. Göppert in Hertwigs Handbuch. 2. 1.
9. Götte, Die Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
10. — Über die Herkunft der Lungen. Zool. Jahrbücher. Abt. f. Ontog. Bd. 21.
11. Hempstead, Development of the lungs in the frogs. Rana Catesbiana, R. silvatica and R. virescens. Science N. S. Vol. 12. 1900.
12. Leydig, Anatomische und histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.
13. Livini, Organi dell, sistema tireoideo nella Salamandrina perspicillata. Arch. d' Anat. et di Embryologia ital. 1. 1902.
14. Maurer, Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste bei Amphibien. Morph. Jahrb. 13.

[1]) Dieses Verzeichnis berücksichtigt nur die auf Anamnier Bezug habende Litteratur.

15. Maurer, Die Entwickelungsgeschichte des Darmsystemes in Hertwigs Handbuch.
16. — Die Kiemen und ihre Gefässe bei anuren und urodelen Amphibien. Morph. Jahrb. 14.
17. Meuron, Recherches sur le developpement du Thymus et de la glande thyroide, Recueil zoologique suisse 3. 1886.
18. M. Platt, The development of the Thyroid Gland and of the suprapericardial Bodie in Necturus. Anat. Anz. Bd. 11, 1896.
19. Spengel, Über Schwimmblasen, Lungen und Kiementaschen der Wirbeltiere. Zool. Jahrb. Festschr. f. Weismann. 1904.
20. Weysse, Über die ersten Anlagen der Hauptanhangsorgane des Darmkanals beim Frosch. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46. 1895.

Figurenerklärung.

Tafel 46/48.

Fig. 1a, 1b Seiten- bezw. Ventralansicht des Modelles des Kiemen- und Vorderdarmes einer Unkenlarve mit 5 mm Körperlänge (Stad. I).

Fig. 1a′ Ausgussmodell des vorderen Abschnittes der Darmhöhle einer Unkenlarve mit 5 mm Körperlänge.

Fig. 2a, 2b. Seiten-, bezw. Ventralansicht des Modelles des Kiemen- und Vorderdarmes einer Unkenlarve mit 5,5 mm Körperlänge (Stad. II).

Fig. 2b′. Seitenansicht eines Ausgussmodelles des vorderen Abschnittes der Darmhöhle einer Unkenlarve mit 5,5 mm Körperlänge.

Fig. 3a, 3b Seiten- bezw. Ventralansicht des Kiemen- und Vorderdarmes einer Unkenlarve mit 7 mm Körperlänge. (Stad. III.)

Fig. 3a′, 3b′ Seiten- bezw. Ventralansicht des zugehörigen Ausgussmodelles.

Fig. 4a, 4b. Seiten- bezw. Ventralansicht des Kiemen- und Vorderdarmes, sowie der Anlagen der Hauptanhangsorgane des Darmes einer Unkenlarve mit 7,5 mm Körperlänge (Stad. IV).

Fig. 4a′, 4b′. Seiten-, bezw. Ventralansicht des zugehörigen Ausgussmodelles.

Sämtliche Abbildungen geben die bei 150facher Vergrösserung angefertigten Modelle auf ein Drittel ihrer Grösse verkleinert wieder, entsprechen also dem 50fachen der natürlichen Grösse.

In den Abbildungen 1a, b; 2a, b; 3a, b und 4a, b erscheint das Ektoderm auf der linken Körperseite entfernt, die Schlundtaschen sind an ihrem Ansatze am Ektoderm durchschnitten dargestellt. (Schnittfläche gestrichelt konturiert).

Tafel 49/50.

Fig. 1. Sagittalschnitt durch eine Larve von Bombinator igneus mit 5 mm Körperlänge.

Fig. 2. Frontalschnitt durch eine Larve von Bombinator igneus mit 5 mm Körperlänge.

Fig. 3. Sagittalschnitt durch eine Larve von Bombinator igneus mit 5,5 mm Körperlänge.

Fi·. 4. Frontalschnitt durch eine Larve von Bombinator igneus mit 5,5 mm Körperlänge.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch eine Larve von Bombinator igneus mit 7 mm Körperlänge.

Fig. 6. Frontalschnitt durch eine Larve von Bombinator igneus mit 7 mm Körperlänge.

Fig. 7. Sagittalschnitt durch eine Larve von Bombinator igneus mit 7,5 mm Körperlänge.

Figg. 8 u. 9. Frontalschnitte durch eine Larve von Bombinator igneus mit 7,5 mm Körperlänge.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch eine Larve von Bombinator igneus mit 8 mm Körperlänge.

Figg. 11 u. 12 Frontalschnitte durch eine Larve von Bombinator igneus mit 8 mm Körperlänge.

Fig. 13. Sagittalschnitt durch eine Larve von Bombinator igneus mit 8 mm Körperlänge.

Figg. 14 u. 15. Frontalschnitte durch eine Larve von Bombinator igneus mit 9 mm Körperlänge.

Fig. 16. Sagittalschnitt durch eine Larve von Bombinator igneus mit 10 mm Körperlänge.

Figg. 17—21. Frontalschnitte durch eine Larve von Bombinator igneus mit 14 mm Körperlänge.

Fig. 22. Frontalschnitt durch eine Larve von Rana temp. mit 6 mm Körperlänge.

Figg. 23 u. 24. Frontalschnitte durch eine Larve von Rana temp. mit 6 mm Körperlänge.

Fig. 25 u. 26. Frontalschnitte durch eine Larve von Bufo vulg. mit 6,5 mm Körperlänge.

Fig. 27. Frontalschnitt durch eine Larve von Bufo vulg. mit 7,5 mm Körperlänge.

Fig. 28. Querschnitt durch eine Larve von Bufo vulg. mit 8 mm Körperlänge.

Fig. 29. Sagittalschnitt durch eine Larve von Rana temp. mit 6 mm Körperlänge.

Fig. 30. Sagittalschnitt durch den ultimobranchialen Körper einer Larve von Rana temp. mit 7,3 mm Körperlänge.

Fig. 31. Sagittalschnitt durch den ultimobranchialen Körper einer Larve von Rana temp. mit 7,3 mm Körperlänge.

Fig. 32. Sagittalschnitt durch den ultimobranchialen Körper einer Larve von Rana temp. mit 7,7 mm Körperlänge.

Fig. 33. Sagittalschnitt durch den ultimobranchialen Körper einer Larve von Rana temp. mit 8,4 mm Körperlänge.

Sämtliche Schnittbilder sind bei 30facher Vergrösserung gezeichnet.

Buchstabenerklärung.

ä. M. b. äussere Mundbucht.
Ao. Aorta.
Ao. w. Aortenwurzel.
A. h. m. Arteria hyomandibularis.
A. b. 1—6 Arterienbogen 1—6.
A. c. Atrium cordis.
A. st. Augenblasenstiel.
B. b. 1—4 Branchialbogen 1—4.
B. k. 1—4 Branchialknorpel 1—4.
B. pl. Branchialplatte.
B. c. Bulbus cordis.
B. r. Bifurkationsrinne.
C. i. Carotis interna.
Ch. w. Chiasmawulst.
Ch. Chorda dorsalis.
Cöl. Cölom.
C. l. Musculus constrictor laryngis.
Cop. Copula.
D. l. Musculus dilatator laryngis.
D. z. m. Dotterzellenmasse.
Ect. Ektoderm.
Ent. Entoderm.
Ep. Epiphysis.
F. e. Filterleistchen.
Gll. bl. Gallenblase.
Ggl. 5, 7, 9. Ganglion Trigemini, Facialis, Glossopharyngei.
G. bl. Gehörblase.
G. g. Geruchsgrübchen.
G. s. Geruchssack.
Hz. Herzschlauch.
H. l. Hornzahnleisten.
H. b. Hyoidbogen.
H. k. Hyoidknorpel.
H. ch. Hypochorda.
H. ph. Hypophysis.
I. M. b. Innere Mundbucht.
K. Da. Kiemendarm.
K. d. Kiemendeckel.
K. l. Kiemenleiste.
K. s. Kiemensack.
K. sp. 1—3 Kiemenspalte 1—3.
La. Larynx.
l. t. R. Laryngotrachealrinne.
l. K. laterale Kiemen.
Lb. Leber.
Lb. D. Leberdivertikel.
L. a. b 1—4 Musculus levator arcus branchialis 1—4.
L. kn. Lippenknorpel.
Lg. Lunge.
Lg. a. Lungenarterie.
L. b. Lungenbucht.
L. r. Lungenrinne.
L. s. Lungensack.
L. s. (g) Lymphsinus(gefäss).
Mg. Magenanlage.
m. K. mediale (innere) Kiemen.
M. o. h. Musculus orbitohyoideus.
M. pt. Musculus pterygoideus.
M. qu. a. Musculus quadrato-angularis.
M. s. b. Musculus subbranchialis.
M. t. Musculus temporalis.
Oe. Ösophagus.
P. d. Pancreas dorsale.
P. v. d. (s.) Pancreas ventrale, dextrum (sinistrum).
P. h. Perikardialhöhle.
Pl. p. l. Plica praelaryngea.
Qu. Quadratum.
R. h. Rachenhaut.
R. o. Recessus opticus.
S. w. Saugwarze.
Schl. t. 1—6 Schlundtasche 1—6.
S. v. Sinus venosus.
Spl. pl. Splanchnopleura.
S. p. l. Sulcus praelaryngeus.
T. t. Torus transversus.
Thym. Thymus.
Thy. Thyreoidea.
T. Trabekel.
T. art. Truncus arteriosus.
U. d. Urdarm.
u. b. K. ultimobranchialer Körper.
V. c. p. Vena cardinalis posterior.
V. j. i. Vena jugularis inferior.
V. l. Vena laryngea.
Vt. c. Ventriculus cordis.
V. D. Vorderdarm.
v. E. vordere Extremität.
V. n. (gl., t.) Vornieren, (glomerulus, -trichter).
Z. Zungenanlage.

Aus dem anatomischen Institut in Würzburg.

ÜBER DIE
REIFUNGS- UND BEFRUCHTUNGSPROZESSE
DES
MEERSCHWEINCHENEIES.

VON

W. RUBASCHKIN,
ST. PETERSBURG.

Mit 20 Figuren auf den Tafeln 51/54.

Von den zahlreichen Angaben über die Reifung, Befruchtung und Entwickelung des Eies betrifft die Mehrzahl die wirbellosen und niedrigen Wirbeltiere. Je höher die Tierklasse im System steht, desto spärlicher werden die Angaben und was gar die Amnioten anbelangt, so kann man sagen, dass man mit dem Studium der Reifungs- und Befruchtungsprozesse des Eies dieser Tiere erst in den letzten Jahren angefangen hat. Wir besitzen nur spärliche Kenntnisse über diese Prozesse bei Reptilien, noch spärlichere bei Vögeln. Was gar die Säugetiereier betrifft, so sind ausführliche Angaben in dieser Beziehung nur von Sobotta (28) gemacht worden.

Obgleich die Entwickelung der Säugetiereier mehrere Forscher schon seit langer Zeit interessierte, betreffen doch die älteren Beobachtungen (Bischoff [4], Reichert [23], Hensen [12] u. a.) hauptsächlich die Furchungsstadien und bloss bei einigen Beobachtern findet man einzelne Notizen über dieses oder jenes Befruchtungsstadium und zwar allein über das des Eindringens der Spermatozoen und über die Vorkerne. (Bischoff, v. Beneden [1], Rein [22]). Rein ist der erste Beobachter, welcher, wenn auch nicht ganz klar, die erste Furchungsspindel beschrieben hat (im Meerschweinchenei).

Die genannten Angaben, denen ein ungeheures Material zu Grunde liegt, sind von Sobotta (28) gemacht worden, welcher alle Stadien sowohl von Reifungs- wie auch von Be-

fruchtungs- und Furchungsprozessen verfolgt hat. Die Untersuchung ist soweit bekannt, dass es ganz überflüssig ist hier ausführlich darüber zu sprechen.

Die Litteraturangaben bis zum Jahrgang 1896 über Reifungs- und Befruchtungsprozesse bei Wirbeltieren sind in Sobottas (27) Referat (Erg. d. Anat. 1896) gesammelt worden, und ich kann daher auf dieses verweisen. Was nun die neueren Untersuchungen nach dem Jahrgang 1896 betrifft, so sind sie nicht besonders zahlreich und werden im Texte angeführt werden. Meine Arbeit stellt einen Versuch dar, die Reifungs- und Befruchtungsprozesse beim Meerschweinchen zu verfolgen, worüber keine weiteren Angaben in der Litteratur mit Ausnahme einiger Notizen in der Arbeit von Rein niedergelegt sind.

Biologische Vorbemerkungen.

Das Material für diese Arbeit bildeten 43 Meerschweinchen, von denen die Mehrzahl erwachsene Tiere (34) waren und 9 junge Tiere, die noch nicht geboren hatten.

In drei Fällen konnte ich die Dauer der Schwangerschaft verfolgen, die 10 Wochen dauerte. Die Zahl der Jungen schwankte von 1 bis zu 5. — Meine Angaben über die Zahl der Neugeborenen bei jüngeren und älteren Meerschweinchen stimmen mit denen von Bischoff überein, nach welchem diese Anzahl bei dem ersten Wurf selten 2 übersteigt (gewöhnlich nur 1 Junges). Bei Mehrgebärenden steigt die Zahl der Jungen bis zu 5. Allerdings habe ich die letzte Zahl nur einmal beobachtet, meistens warfen die Meerschweinchen 3 Junge. Mehr als 5 kam niemals vor.

Wie bekanntlich alle Nagetiere (siehe Bischoff, Hensen, Rein, Sobotta u. a.), lassen sich die Meerschweinchen un-

mittelbar nach dem Wurf begatten. Gewöhnlich wartet man nach dem Wurf einige (2—4) Stunden wegen der Verletzung der äusseren Genitalien und ihrer Schmerzhaftigkeit.

Fast bei allen Meerschweinchen, die nach einigen Stunden (bis zu 50 St.) nach dem Wurf getötet wurden, war Ovulation eingetreten. Es wäre von Interesse zu entscheiden, ob die Ovulation mit dem Wurf zusammenfällt oder ob sie auch später eintreten kann. An meinem Material lässt sich zwar für keine dieser Anschauungen der sichere Beweis erbringen, weil sogar in den Fällen, wo die Meerschweinchen in den ersten Stunden nach der Begattung getötet wurden, eine ziemlich lange Frist nach dem Wurf verfloss; die Meerschweinchen pflegen meistens in der Nacht zu werfen, und der Bock wurde erst am nächsten Morgen zugelassen. Aber einige Umstände lassen doch vermuten, dass wenigstens nicht immer die Ovulation mit dem Wurf zusammenfällt. In den Fällen nämlich, bei welchen der Wurf am Tage vor sich ging und die Tiere in in den ersten Stunden nach der Begattung getötet wurden, hatte die Ovulation in mehreren Fällen noch nicht stattgefunden. Bis zu 5 Stunden nach dem Wurf habe ich niemals Ovulation beobachten können. Erst nach 20 Stunden nach dem Wurf habe ich in einem Falle einen frisch geplatzten Follikel gefunden und ein Ei, das in dem periovarialen Raume sich befand.

Die Tatsache, dass die Ovulation mit dem Wurf in der Regel nicht zusammenfällt, erschwert die Arbeit ausserordentlich, weil ein wichtiges Moment zur Bestimmung der Frist, wann das betreffende Meerschweinchen zum Zwecke der Auffindung eines bestimmten Entwickelungsstadiums getötet werden soll, verschwindet, und so erklärt es sich, dass sehr oft statt eines Stadiums, das man zu erhalten hofft, ein anderes auftritt. So z. B. fand ich 17 Stunden nach dem Wurf und Coitus einen Spermakopf und nach 15 Stunden ein Vorkernstadium. Es ist

also anzunehmen, dass die Ovulation im allgemeinen in den ersten Stadien nach dem Wurf eintritt, aber zu verschiedener Zeit. Die Ausstossung der Eier während der Ovulation geht nicht gleichzeitig vor sich, worauf schon Hensen und L. Gerlach (11) hingewiesen haben. In den Fällen, in welchen die Meerschweinchen bald nach dem Wurf getötet wurden, findet man gewöhnlich im Eileiter nur Ein Ei, seltener zwei und einige sprungreife Follikeln im Eierstock. Wie gross der Zeitunterschied zwischen der Ausstossung verschiedener Eier ist, ist schwer zu sagen, jedenfalls kann man ihn aber nicht für bedeutend gross halten. Unter vielen Fällen, in denen ich einige Eier, die demselben Eierstock entstammten, in der Tuba gefunden habe, konnte ich bloss einmal einen Unterschied im Entwickelungszustande feststellen. Es handelt sich um zwei Eier, von denen das eine eine Furchungsspindel zeigte, das andere sich im Auflösungsstadium beider Vorkerne befand. In allen anderen Fällen liess sich kein Unterschied im Entwickelungszustande nachweisen, oder die Differenzen waren ganz unbedeutend. Auf dasselbe weist die Lage der Eier im Eileiter hin; fast immer lagen sie in demselben Abschnitt der Tuba und nachdem man das erste Ei gefunden hatte, brauchte man selten mehr als 50 Schnitte à 10 μ (also ca. 0,5 mm) zu schneiden, um das andere Ei zu finden. Nur in dem oben erwähnten Fall, wo der Unterschied zwischen den beiden Eiern ziemlich bedeutend war, lagen die Eier weitab voneinander. Andererseits kann in selteneren Fällen das Platzen der Follikel auch gleichzeitig erfolgen; einmal habe ich zwei Eier, die ganz nah bei einander lagen und sich in demselben Stadium (Vorkerne) befanden, beobachtet.

Das Erkennen einer vorausgegangenen Ovulation ist natürlich nur nach dem Secieren des Tieres möglich. Ziemlich sicher lässt sich der frischgeplatzte Follikel in den Fällen auffinden, in welchen er dem Teil der Eierstockoberfläche anliegt,

der von Fett und Tubenschlingen unbedeckt bleibt. In den ersten Stunden nach dem Follikelsprung sieht man an der Sprungstelle ein rötliches, leicht erhabenes, undurchsichtiges Pünktchen. Dadurch unterscheidet sich ein frischgeplatzter Follikel von sprungreifen Follikeln, welche das Aussehen von durchsichtigen mit heller Flüssigkeit erfüllten kleinen Cystomen haben; in späteren Stadien, nach 24 und mehr Stunden nach der Ovulation lassen sich in Ausbildung begriffene Corpora lutea ganz leicht erkennen; sie treten dann auf der Eierstockoberfläche als rote, scharf begrenzte Erhebungen auf. Leider ist es nicht immer möglich, solche Zeichen frischgeplatzter Follikel zu finden und ihr Fehlen bei äusserer Durchsuchung beweist nicht, dass tatsächlich keine Ovulation stattgefunden hat. Bei einigen solcher Objekte liessen sich trotz negativen äusseren Befundes doch in der Serie Eier nachweisen. Besonders betrifft dies die jungen Meerschweinchen, bei denen es noch schwieriger als bei älteren ist, die Spuren einer vorhergehenden Ovulation zu erkennen.

Zur Frage, ob beide Eierstöcke ovulieren, oder nur einer, kann ich bemerken, dass von 35 Meerschweinchen, bei denen frische Corpora lutea gefunden wurden, in 17 Fällen beide Eierstöcke ovulierten; in den übrigen Fällen nur — der eine.

Kopulation.

Der Coitus ist beim Bock von charakteristischen Erscheinungen begleitet, die sich in einer leichten Parrhese der hinteren Gliedmassen ausdrücken; das Männchen geht während einiger Minuten nach dem Coitus so, dass es seine Hinterfüsse nachschleppt. Dies Merkmal ist eigentlich nur das einzig sichere; das von Rein angegebene Kennzeichen, dass die Tiere nach dem Coitus ihre Genitalien lecken, beweist die Ausführung eines Coitus gar nicht, weil sowohl das Männchen, wie auch das Weibchen fast nach jedem erfolglosen Coitusversuch

dasselbe tun. Der Coitus dauert sehr kurze Zeit, nur einige Sekunden.

Andere äussere Zeichen eines vorhergehenden Coitus sind gering, um nicht zu sagen, dass sie ganz und gar fehlen. Allenfallsige Rötung der Vagina, manchmal ein wenig Schleim, das ist alles, was sich bemerken lässt. Bei der Maus (Sobotta). und nach Bischoff und Hensen auch bei Meerschweinchen bildet sich nach dem Coitus ein charakteristischer Vaginalpfropf, der auf einen vorausgegangenen Coitus hinweist. Ich muss hier die Beobachtungen von Reichert (23) bestätigen, dass beim Meerschweinchen ein solcher Vaginalpfropf sich meistens nicht bildet. Von aussen konnte ich einen klaren Pfropf in der Vagina niemals erkennen; in einigen Fällen liessen sich einige Schleimstreifen bemerken, die aber ganz unregelmässig und nicht immer zu Tage traten. In seltenen Fällen wurden nach dem Secieren Vaginalpfröpfe gefunden, welche zum Teil aus verdichtetem Schleim, zum Teil aus Epithelzellen bestanden. Unter diesen Verhältnissen ist die Bedeutung des Vaginalpfropfs beim Meerschweinchen ganz nichtig, und am Anfange meiner Arbeit habe ich, durch diese Angabe Bischoffs irregeführt, einige Tiere verloren, weil sie zu spät getötet wurden. Daher ist es notwendig, den Coitus unmittelbar zu beobachten, eine Bedingung, die nicht immer zu erfüllen ist. So lange die Meerschweinchen sich an den Beobachter nicht gewöhnt haben, führen sie den Coitus bei seiner Abwesenheit nicht aus, wie vorsichtig man es auch beobachten mag. Bei eingewöhnten Tieren hingegen ist es ganz leicht diesen Akt zu verfolgen und zwar tritt er fast immer in der ersten Stunde, nachdem man den Bock zugelassen hat, ein.

Wenn der Coitus nicht stattgefunden hat, schliesst sich die Vagina, die nach dem Wurf offen war, nach drei bis vier Tagen zu und zwar so fest, dass es dem Bock nicht gelingt, in sie einzudringen. Die Wiederöffnung der Vagina findet erst in der

nächsten Brunstzeit statt. Es ist mir nicht gelungen, eine bestimmte Frist für das Auftreten der Brunst festzustellen, worauf auch Rein hinweist. Nach Bischoff lassen sich Meerschweinchen nach fünf Wochen (durchschnittlich) nach dem Wurf wiederum begatten. Bei den Tieren, die mir zur Verfügung standen, trat die Öffnung der Vagina nach 10—12 Tagen nach dem Wurf ein, wobei dieselbe von Rötung der Vaginalöffnung begleitet war. Bei den brünstigen Tieren, die ich während August, September und Anfang Oktober zu beobachten hatte, fiel die Ovulation mit der Eröffnung der Vagina zusammen; von Ende Oktober an und später findet diese und damit die Brunst nicht mehr statt, wenigstens wenn die Tiere im kalten Stall gehalten werden.

Bei jungen Meerschweinchen tritt die Brunstzeit und Fähigkeit zur Begattung ungefähr drei Monate nach der Geburt ein.

Untersuchungsmethode.

Die Tiere werden zu verschiedenen Zeiten (von 4 1/2 bis zu 50 St.) nach dem Coitus durch Chloroform getötet. Die frisch ausgeschnittenen Eierstöcke wurden mit dem Eileiter, dessen Schlingen an der Eierstockoberfläche sich anordnen, in Flemmingscher, Zenkerscher und zum Teil Petrunkewitschscher Flüssigkeit fixiert. In der ersten dauert die Fixation 24 Stunden, in der zweiten und dritten 10—18 Stunden. Nach der Fixation werden die Objekte sorgfältig (mehrere Stunden) in Wasser ausgewaschen und dann mit allmählich verstärktem Spiritus behandelt. In 50%igem Spiritus wurden sie nur 1/2—1 St. gehalten, in 70%igem mit Jodtinktur 12—24 St., in 90%igem bis 12 St., in absolutem Alkohol 4—6 St., in Chloroform 4—6 St., in Chloroform-Paraffin 5—12 St., in Paraffin 2—4 St.

Die Dicke der Schnitte betrug 5—10 μ. Die Schnitte wurden mit Eiweissglycerin aufgeklebt. Zur Färbung der Zenkerschen Präparate wurden angewandt: Hämalaun nach Mayer, Eisenhämatoxylin nach Heidenhain, oder Färbung nach v. Gieson; für Flemmingsche Präparate: Eisenhämatoxylin nach der Benda-Sobottaschen Methode. Aufbewahrung in Kanadabalsam.

Das Ovarialei, während der letzten Stadien der Eireifung.

Der sprungreife Follikel beim Meerschweinchen.

Meine Angaben betreffen bloss die Endstadien der Eireifung, d. h. die Prozesse, die während der Bildung und Ausstossung der Richtungskörperchen stattfinden. Über die früheren Stadien der Eireifung (Vorstadien nach Häcker) giebt es mehrere Beobachtungen, die von Lubosch in dem Referat in Erg. d. Anat. und Entwickelungsg. (1901 XI.) über Eireifung gesammelt worden sind.

Diese Entstadien der Eireifung finden zum grössten Teil im Eierstock statt und bloss während der letzten Phase der Eireifung (der Ausstossung des zweiten Richtungskörperchens) liegt das Ei im Eileiter.

Unter vielen Eiern, die die Richtungskörperchen oder die Erscheinungen der Richtungsteilung zeigen, findet man nur wenige, die man als normale reifende, oder reife Eier bezeichnen könnte, solche Eier nämlich, deren Follikel normal sind. Die ungeheure Mehrzahl dieser Eier gehört Follikeln mit verschiedenen Degenerationserscheinungen an, und man hält sie für

zu Grunde gehende Eier. Die Zahl solcher Eier ist so gross, dass Flemming (8), der zuerst die Richtungsspindel im Säugetierei (Kaninchen) beschrieben hat, alle seine Beobachtungen nur auf atrophierende Eier stützt. Es gelang ihm nicht einen normalen reifen Follikel mit einem Ei zu finden, in welchem die Veränderungen des Kernes auftreten, die bestimmt auf den Anfang der Richtungskörperchenbildung hinweisen können (S. 231).

Tatsächlich findet man zwei bis drei Tage nach dem Wurf (also nach der Brunst) mehrere zu Grunde gehende Follikel mit reifenden Eiern, und sehr selten trifft man auf normale Follikel. In grösserer Zahl kommen die letzteren in früherer Zeit z. B. am ersten Tag nach dem Wurf zur Beobachtung, obwohl ihre Zahl überhaupt keine grosse ist (1, 2), sie steht natürlich in Abhängigkeit von der Zahl der schon geplatzten Follikel.

Der reife Follikel beim Meerschweinchen hat ovale Form, ist stark mit seröser Flüssigkeit angefüllt. Von seinen Wänden ist die Epithelschicht an den seitlichen Abschnitten des Follikels am stärksten entwickelt, während sie an der der Eierstocksoberfläche zugekehrten Seite und am Grund des Follikels viel dünner ist und nur einige Lagen von Epithel besitzt. Die wandständigen Epithelzellen des Follikels haben eine polygonale Form und unterscheiden sich bei sprungreifen Follikeln von den Epithelzellen des Discus proligerus ziemlich bedeutend. An den jungen Follikeln, deren Höhle nicht sehr entwickelt ist, entsprechen die Epithelzellen des Discus im grossen und ganzen den wandständigen Zellen des Follikels selbst und haben dieselbe polygonale Form, wie es z. B. in Fig. 1, 4 zu sehen ist. In den sprungreifen Follikeln werden sie länger und schmäler und bekommen eine unregelmässige, ausgezogene cylindrische Gestalt, wie es in Fig. 3 abgebildet ist. Überhaupt sind hier dieselben Veränderungen der Epithelzellen zu beobachten, die von v. d. Stricht (31) für die Fledermaus beschrieben sind.

Diese Formveränderungen der Epithelzellen hängen vermutlich davon ab, dass sie mechanisch von dem Liquor folliculi, der bei sprungreifen Follikeln unter hohem Druck steht, voneinander getrennt und gepresst werden. Mitosen kommen im Epithel sprungreifer Follikel in einer sehr geringen Anzahl vor, worauf auch v. d. Stricht (Fledermaus) hinweist. Der letzte Forscher sagt, dass bei der Fledermaus in den reifen Follikeln „avant l'apparation du premier globule polaire les mitoses épitheliales deviennent rares, au moment de la déhiscence du follicule elles font complêtement défaut" (S. 4) (31). Bei Meerschweinchen findet man zahlreiche Mitosen in den jüngeren Follikeln, die ihre völlige Reife noch nicht erreicht haben und deren Eier sich im Keimbläschenstadium, oder im Stadium der ersten Richtungsspindel befinden. Bei späteren Reifungsperioden, d. h. wenn die Prozesse der Follikelreifung ihrem Ende zugehen, findet man sowohl im Follikelepithel, wie auch im Epithel des Discus proligerus nur einzelne Mitosen, welche noch spärlicher in den Follikeln vorkommen, die dem Platzen am nächsten stehen.

Angesichts der Thatsache, dass sich die (reifenden) Ovarialeier und die Tubeneier, d. h. die reifen und befruchteten Eier in der Tube, ziemlich bedeutend in ihrem Bau von einander unterscheiden, und ausgehend von der Erwägung, dass die Veränderungen, die in späterer Zeit der Eireifung, wie auch nach der Befruchtung auftreten, nicht nur Kernbestandteile des Eies, sondern auch die Zona pellucida und das Eiprotoplasma betreffen, halte ich es für zweckmässig diese verschiedenen Bestandteile und ihre Veränderungen getrennt zu beschreiben. Ich möchte vorher den Bau der Zona pellucida bei Ovarial- und Tubeneiern, dann die Reifungs- und Befruchtungsprozesse und zum Schluss die Veränderungen des Eiprotoplasmas während dieser Prozesse behandeln.

Zona pellucida.

Von zahlreichen Untersuchungen, die die Remaksche Entdeckung von der Streifung der Zona pellucida bestätigen (Leydig, Pflüger, Waldeyer, Koelliker, Flemming, Retzius und viele andere) möchte ich hier nur die Angaben von Pflüger (19), Flemming (7) und Retzius (24—25), die mit denen meiner Arbeit unmittelbar in Berührung stehen, anführen.

Pflüger hat zuerst an Kanincheneiern beobachtet, dass die Streifen der Zona in die Epithelschicht sich fortsetzen und dort sich mit den Epithelzellen verbinden. Diese Streifen stellen, nach Pflüger, Fortsätze von Epithelzellen, welche in die Zona eingedrungen sind, dar.

Nach Flemming, der die Streifung der Zona ganz klar gesehen hat, hängt diese von der Anwesenheit von Kanälchen in der Zona gar nicht ab, wie es noch Remak und andere glaubten, sondern die Streifen bestehen aus kompakten Fasern, deren innere Enden die Eioberfläche erreichen, und deren äussere Enden bis zum Epithel sich verfolgen lassen. Er meint, dass es sich hier „um geformte Intercellularbrücken handelt" (S. 36). Das sind die Brücken, die aus Substanz der Eizelle in die der Follikelepithelzellen hinüberreichen.

Besonders bemerkenswert in dieser Beziehung ist die Untersuchung von Retzius (25), dem es gelungen ist, die Beziehungen zwischen den Epithelzellen und den Streifen der Zona und die histologische Bedeutung der Streifung mit äusserster Klarheit zu erklären. Die Streifen, die die Zona durchsetzen, „gehen mit kleinen konischen Füssen von der Eioberfläche aus und biegen sich oft während des Verlaufs nach aussen entweder nach der einen, oder der anderen Seite bogenförmig". (S. 11). Diese Fasern lassen sich bis zur Peripherie der Zona verfolgen, wo sie in das Fasernetz, das unter dem Epithel liegt, eindringen. „Einige verloren sich hierin — andere aber lassen sich ganz

sicher durch dasselbe hinaus verfolgen, indem sie durch das horizontale Netzwerk verlaufen um sich mit den Fortsätzen der Follikelzellen zu verbinden." Besonders klar treten diese Verhältnisse bei den Eiern, deren Zona nicht ganz „fertig" ist und auch bei Eiern mit degenerativen Erscheinungen hervor. „Es finden sich somit in der Zona auch Kanäle, welche diese Fasern enthalten; in einzelnen Fällen, bei den degenerierten Eiern lassen sich die Konturen der Kanäle selbst deutlich sehen, indem die durchziehenden intercellulären Fasern die Kanäle nicht ausfüllen." (S. 13).

Kürzlich wurden diese Retziusschen Angaben von Ebner (9) bestätigt.

Meine diesbezüglichen Präparate sind in Zenkerscher Flüssigkeit fixiert und lassen die Beziehungen genauer erkennen.

In gut fixierten Präparaten, in denen das Schrumpfen des Eies bis ad minimum reduziert ist, kann man nach der Heidenhainschen Färbung sehen, dass die helle Schicht, die zwischen dem Ei und den Epithelzellen des Discus proligerus eingelagert ist, von äusserst dünnen, dunkelgefärbten Fasern durchzogen ist[1]). Die Untersuchung bei stärkerer Vergrösserung zeigt ein Bild, wie es in Fig. 1 dargestellt ist. Es liegt hier ein Ei vor, welches das erste Richtungskörperchen schon abgestossen und die zweite Richtungsspindel gebildet hat. Von besonderem Interesse sind hier die Epithelzellen. Von ihren basalen Enden gehen protoplasmatische Fortsätze aus, von denen einige seitwärts, andere nach dem Ei zu gerichtet sind. Die seitlichen Fortsätze anastomosieren mit denen der Nachbarzellen und bilden mit den basalen Flächen dieser einen geschlossenen Ring, der die helle Zona umschliesst. Die centralen Fortsätze laufen in die Zona hinein, verlieren bald ihr protoplasmatisches Aussehen, werden

[1]) Die Dimensionen dieser Schicht schwanken zwischen 0,00875 bis 0,0125 mm (Grösse der betreffenden Eier ca. 0,0550 mm).

dünner und durchdringen als dünne homogene Fädchen die Zona.

Wie es in Fig. 2 zu sehen ist, in der nur zwei Epithelzellen desselben Präparates bei stärkerer Vergrösserung dargestellt sind, gehen von den Epithelzellen mehrere centrale Fortsätze aus, von denen einige in einer radiären, andere in mehr oder weniger schräger Richtung verlaufen.

Dass diese Fasern, die in der Zona sich erkennen lassen, keine Brücke von intercellulärer Substanz darstellen, wie es von Flemming angenommen wurde, folgt schon aus der oben angeführten Beschreibung. Es handelt sich hier um Fortsätze der Epithelzellen, die von aussen nach innen gehen und nicht umgekehrt.

Ebenso wenig lassen sich irgend welche Kanälchen in der Zona bemerken. Sowohl bei den normalen, wie auch bei den zu Grunde gehenden Eiern sind nur diese Fasern zu sehen, die selbständig die homogene Substanz der Zona durchbohren, ohne in Kanälchen oder Lücken mit deutlichen Konturen zu liegen.

Von Interesse und Wichtigkeit ist ein Versuch die Verhältnisse zwischen Ei und Follikelepithel zu erklären. Es handelt sich darum, ob die Fortsätze der Epithelzellen unmittelbar mit der Eisubstanz sich verbinden, oder ob eine solche intime Verbindung zwischen beiden fehlt.

Ich konnte die Verhältnisse zwischen der Eisubstanz und den Zonafasern, wie sie Retzius abbildet, niemals bemerken. Die Fortsätze der Epithelzellen, die in meinen Präparaten etwas dünner als bei Retzius aussehen, enden nicht mit Erweiterungen, oder Füssen, wie es in Fig. 9 u. 11 der Retziusschen Arbeit dargestellt ist. Auch verbinden sie sich nicht mit der Eisubstanz auf die Weise, wie es in derselben Figur zu sehen ist. Wenn man meine Präparate mit den Retziusschen Abbildungen vergleicht, entsprechen die Verhältnisse zwischen dem Ei und den Fortsätzen der Epithelzellen denen, die in Fig. 7

und 12 derselben Arbeit dargestellt sind, vielleicht nur mit dem Unterschied, dass in meinen Präparaten von den basalen Enden der Epithelzellen nicht einige ziemlich dickere, sondern mehrere sehr dünne Fortsätze ausgehen.

Man könnte voraussetzen, dass die von Retzius beschriebenen Verhältnisse eine Ausnahme darstellen und nur den atrophischen Eiern eigentümlich sind (die oben bezeichneten Figuren sind von atrophierenden Eiern abgebildet), doch beschreibt Retzius dasselbe bei normalen Eiern auch, und, so viel ich nach meinen Präparaten beurteilen kann, kommen solche Verhältnisse bei zu Grunde gehenden Eiern auch nicht vor. Man möchte glauben, dass es sich hier um künstliche Veränderungen des Eies handeln kann, wofern es sich nicht um Eigentümlichkeiten der Kanincheneier handelt.

Indem die Enden der Epithelzellenfortsätze die Eioberfläche erreichen, schliessen sie sich dicht an diese an, ohne Endverbreiterungen zu bilden.

Die Frage, ob sie mit dem Eiprotoplasma, wie es von Retzius beschrieben und besonders schön aus den Nagelschen Abbildungen zu sehen ist, zusammenfliessen, steht in Verbindung mit der Frage über das Vorhandensein einer eigenen Membran des Eies.

v. Beneden (2) nimmt unter der Zona pellucida eine dünne Membran an, die auf Kosten der kortikalen Schichten des Dotters entsteht. „Cette membrane, j'ai pu l'isoler, en écartant la zone pellucide et les préparations, que j'ai obtenues ne laissent aucun doute, quand à l'existence de cette membrane, qui est tout à fait indépendante de la zone pellucide (S. 3)." Er meint, „que cette membrane vitteline se forme tout à la fin de la période de maturation; il est absolument certain, qu'elle apparaît avant la fécondation." (S. 3), (34).

Sobotta nimmt auch die Existenz einer eigenen Membran bei Mäuseeiern an, die er nach der Richtungskörperchenaus-

stossung, wenn die Eioberfläche nackt zu Tag lag, ganz deutlich erkennen konnte.

Bei Meerschweinchen, bei denen die Zona an Ovarialeiern ziemlich schwach ausgebildet, wenig verdichtet ist und fast ungefärbt bleibt, kann man am Ei ganz klar eine scharf begrenzte Membran sehen. Diese dünne, unter Anwendung der Heidenhainschen Färbung schwarz erscheinende Linie schliesst sich sehr fest an die kortikalen Schichten des Dotters an und stellt ein homogenes Streifchen dar, in welchem keine Struktur zu erkennen ist. In Fig. 4 ist ein Ei abgebildet, bei dem die Eisubstanz in einem Teil des Eies herausgefallen ist; dort kann man ganz klar die isoliert liegende Membran sehen. Dasselbe lässt sich ganz deutlich in Fig. 5 und 11 erkennen, die bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet sind.

Wann und wie sich diese Membran bildet, entgeht der Beobachtung. Jedenfalls tritt sie sehr früh auf und lässt sich schon bei jungen Eiern mit Keimbläschen erkennen. Demgemäss muss man annehmen, dass eine unmittelbare Verbindung zwischen den Epithelzellenfortsätzen und der Eisubstanz nicht vorhanden ist, sondern dass zwischen den beiden eine Grenze liegt, die aus der Eimembran besteht.

Freilich kann dies die Bedeutung der Epithelfortsätze als Nahrungsbahnen des Eies nicht vermindern. Eine solche Membran kann ja kein Hindernis zur Überführung der Nahrungsstoffe von den Fortsätzen zum Ei darstellen, wenn diese Bedeutung überhaupt zulässig ist, weil, wie Retzius gesagt hat, „für eine richtige Deutung derselben keine sicheren Data vorliegen“ (25).

Wir wollen nun zu weiteren Beschreibungen des Zonabaues zurückkehren.

Zwischen den Epithelzellenfortsätzen findet sich eine schwach färbbare Substanz, die den Zwischenraum zwischen der Eiober-

fläche und dem protoplasmatischen Ring der Epithelzellen ausfüllt und in alle Einbuchtungen dieses Ringes eindringt.

Es ist hier zu erwähnen, dass diese Substanz bei Ovarialeiern äusserst zart zu sein scheint, wodurch sie sich von der dichten Form der Zona der Eier, die sich schon im Eileiter befinden, ziemlich bedeutend unterscheidet.

Die verschiedenen Fixierungsreagentien verletzen die Zonasubstanz sehr leicht, worauf schon v. Beneden hingewiesen hat, nach welchem die homogene Substanz der Zona unter der Säurewirkung sich leicht auflöst.

Von den Fixierungsflüssigkeiten, die ich verwendet habe (Flemmingsche, Zenkersche, Petrunkewitschsche Flüssigkeit), löst die Flemmingsche Flüssigkeit die Zonasubstanz am wenigsten auf. Grössere Auflösungserscheinungen lassen sich in dieser Schicht nach dem Petrunkewitschschen Gemisch konstatieren und dann tritt zwischen dem Ei und dem Epithel statt der homogenen Zone ein leerer Raum mit abgerissenen Stückchen der Epithelzellenfortsätze und mit Inseln der unaufgelösten homogenen Substanz auf. Die Zenkersche Flüssigkeit ruft, wenn die Objekte darin nicht zu lange bleiben, meistens keine grosse Veränderungen in der Zona hervor, bloss nach einer längeren Fixation (mehr als 20 Stunden) löst sich diese mehr oder weniger auf. Solche leichten Auflösungserscheinungen der homogenen Substanz sind in Fig. 4 zu sehen. Sie ist hier in den meisten Teilen der Zona noch erhalten, aber hie und da, wo die Zonasubstanz aufgelöst ist, treten die hellen Lücken hervor. Bei stärkerer Auflösung bleiben in der Zona nur homogene Brücken, die zwischen dem Ei und dem Epithel laufen und in einigen solchen Fällen bekommt man sehr leicht den falschen Eindruck, als ob man es mit homogenen Fortsätzen der Epithelzellen zu thun hätte.

In den Fällen einer gut gelungenen Fixation mit Zenkerscher Flüssigkeit erhält man Präparate, bei denen die Auf-

lösung der homogenen Substanz ganz und gar zu fehlen scheint; solche Präparate lassen erkennen, dass die homogene Substanz nicht bei allen Eiern gleich entwickelt ist. Bei einigen Eiern nämlich stellt sich die homogene Substanz in allen Teilen der Zona gleich verteilt dar, bei anderen hingegen kann man bemerken, dass die peripherischen Teile der Zona etwas dicker aussehen. Sie erscheinen hier undurchsichtiger und färben sich intensiver, als andere Teile. Von Anfang an ist diese peripherische Verdichtung der homogenen Substanz ziemlich schwach ausgeprägt und tritt nur an einigen Stellen in der Zonaperipherie ein; dann wächst die peripherische verdichtete Schicht allmählich an und nimmt die Hälfte der Zona und sogar noch mehr ein.

Ausser solchen Eiern, die die oben beschriebenen Verhältnisse erkennen lassen, findet man noch Eier, die einige andere Besonderheiten aufweisen, solche, welche man für spätere Stadien der Entwickelung halten muss.

Das ist in Fig. 3 dargestellt. Man sieht hier, dass die Epithelzellen nicht mehr unmittelbar der homogenen Zone anliegen, sondern es befindet sich eine dichte Schicht von Fasern zwischen beiden. Diese ziemlich dicken und groben Fasern schlängeln sich in cirkulärer Richtung um die Zona herum und bilden eine Schicht, die mit der von Retzius bei Kaninchen unter dem Namen „das perizonale Fasernetz" beschriebenen, meines Erachtens identisch ist.

In einigen Fällen lässt es sich feststellen, dass diese Fasern, wenigstens einige von ihnen, mit den Epithelzellen in Verbindung stehen und als Epithelzellenfortsätze angesehen werden müssen. Das Eindringen der Epithelzellenfortsätze in die Zona hinein lässt sich hier nicht bemerken. Die Zona erscheint enger und dichter, nicht so saftig und durchsichtig, als bei den obenbeschriebenen jüngeren Eiern.

Nach dem Austritt des Eies aus dem Eierstock behält das Ei anfangs dasselbe Aussehen bei, wie im Graafschen Follikel und ist von Epithelzellen umlagert. Je weiter das Ei in der Tuba rückt, desto mehr atrophieren allmählich die Epithelzellen, wobei der Zusammenhang derselben mit der Zona verloren geht, und wenn das Ei sich ungefähr im Beginn des mittleren Drittels der Tuba befindet, ist es bloss von den Resten der Epithelzellen umhüllt und zwar von dem dichten „Faserfilz", der hier aus gequollenen und meistens homogenen Fasern besteht. Dieser Faserfilz erhält sich während der ersten Zeit der Eientwickelung, später verschwindet auch er und die Eier, die sich im Vorkernstadium befinden, besitzen keine faserige Schicht mehr und sind von der Zona pellucida allein umhüllt.

Gleichzeitig verändert sich auch die Zona selbst. Sie hat das frühere, zarte Aussehen verloren. Ihre Substanz wird bedeutend dichter und man sieht keine Spur von den Zonafasern. Die Zona der Tubeneier ist halb so breit als die der Ovarialeier, was man deutlich bei Vergleichung der Abbildungen der Tuba- und Ovarialeier sehen kann. Die hierauf bezüglichen Ziffern sind folgende: die Differenzen der Dicke der Zona liegen zwischen 0,00375—0,005 (Eigrösse: 0,0550—0,0600) mm.

Es liegt nun die Vermutung nahe, dass eine Zunahme einer Substanz, die zur weiteren Bildung der Zona dienen könnte, bei Tubeneiern nicht erfolgt, und ein besonderes Interesse beanspruchen in dieser Beziehung die Tubeneier, die der Zona pellucida entbehren.

Freilich muss man bei der Beurteilung der An- oder Abwesenheit der Zona ihre oben erwähnte Veränderung unter der Wirkung der Reagentien berücksichtigen, doch, worauf Hubrecht (13) ganz richtig meiner Meinung nach hinweist, wäre es grundlos, in allen Fällen, in denen die Zona fehlt, das Nichtvorhandensein dieser Schicht bloss einer auflösenden Wirkung der Reagentien zuzuschreiben.

Das Verhalten der Zonasubstanz zu den Reagentien ist bei Tubeneiern ganz anders, als bei Ovarialeiern. Die ausgebildete Zona widersteht hier den Reagentien ganz fest und sogar die Petrunkewitschsche Flüssigkeit löst sie nicht mehr. Von unfähr 80 Eiern, die mir zur Verfügung standen, habe ich 5 mal Eier ohne Zona beobachtet und ich kann dies nicht allein der auflösenden Wirkung der Reagentien zuschreiben. In einem Falle fand ich zwei Tubeneier von demselben Eierstock, wobei das eine Ei mit gut erhaltener Zona, das andere ganz ohne Zona war, und ich meine, dass die Erklärung dieser Erscheinung eine andere sein müsste, als alleinige Wirkung von Reagentien.

Wenn man die Zonaentwickelung der verschiedenen Eierstockeier mit dem Entwickelungszustande der betreffenden Eier und Follikel vergleicht, kann man bemerken, dass die Ausbildung der Zona nicht immer im Verhältnis zu der Reife des Eies und Follikels steht. So z. B. kann ein Ei, welches die erste Richtungsspindel hat, eine stärker entwickelte Zona besitzen, als ein Ei mit erstem Richtungskörperchen und zweiter Richtungsspindel. Ebenso kommen sprungreife Follikel vor, die eine sehr geringe Anhäufung der homogenen Substanz besitzen. Es liegen mir zwei Eier von eben frischgeplatzten Follikeln vor, bei denen die Zona ganz aufgelöst ist, was darauf hinweisen kann, dass ihre Zona im Moment des Platzens aus einer noch sehr zarten Substanz bestand, die der Wirkung der Reagentien nicht widerstehen konnte. Man ist wohl berechtigt zu glauben, dass die Zona nicht bei allen Eiern im Moment des Follikelplatzens ihren höchsten Entwickelungszustand erreicht, sondern dass in einigen Fällen auch Eier mit schwach entwickelter Zona, resp. mit geringer Anhäufung der homogenen Substanz aus dem Eierstock austreten können. Zu den Eiern dieser Art müssen nämlich jene gerechnet werden, die im Eileiter keine Zona besitzen. Es ist anzunehmen, dass die Menge der homogenen Substanz bei solchen Eiern sich als ungenügend erweist, um

die feste Zona pellucida zu bilden; andererseits erleichtert die Atrophie der Epithelzellen die Auflösung der zarten Zonasubstanz durch die Reagentien und man bekommt dann in den Präparaten Eier, die keine Zone besitzen. Man muss also glauben, dass die Ursache des Auftretens der Zona entbehrender Eier hauptsächlich in einer geringen Anhäufung der homogenen Substanz liegt.

Alles dies bestätigt die oben ausgesprochene Voraussetzung, dass nach dem Austritt des Eies aus dem Ovarium die Bildung einer weiteren Masse von homogener Substanz nicht mehr stattfindet und dass das Ei selbst nicht im stande zu sein scheint, sie zu producieren. Ohne diese Annahme bleibt das Vorhandensein der Eier ohne Zona unverständlich; es müsste ja sonst die Zonasubstanz vom Ei ergänzt werden. Man könnte ja solche Eier für pathologisch halten, doch ist dies nicht anzunehmen, weil die Entwickelung solcher Eier ganz genau vor sich geht, wie die der Eier mit Zona. Ich habe unter den Eiern ohne Zona ein solches mit einer ganz normalen ersten Furchungsspindel, ein anderes im Vierzellenstadium, das auch nichts Pathologisches erkennen lässt, beobachtet.

Nimmt man an, dass im Eileiter keine weitere Anhäufung der Zonasubstanz, sondern bloss ihre Verdichtung stattfindet, so muss man dann logischerweise voraussetzen, dass die Quelle der Zonasubstanz nicht im Ei, sondern in den Epithelzellen des Discus liegt.

Wie bekannt, sind die Meinungen der Forscher in dieser Beziehung ganz entgegengesetzt. In der letzten Zeit beschreibt man bei einigen niedrigen Wirbeltieren das Vorhandensein einer Membran zwischen dem Epithel und der Zona, was freilich einen guten Beweis für die Unabhängigkeit der Zonabildung vom Epithel darstellen könnte (Waldeyer [39]). Doch bei Säugetieren ist diese Membran von keinem Forscher, so viel ich weiss,

gefunden worden; und auch ich vermochte sie in keinem Falle nachzuweisen.

Sowohl die Mängel einer Membran zwischen der Zona und dem Epithel, als auch die oben besprochenen Verhältnisse bei zonafreien Eiern sprechen mehr dafür, dass die homogene Substanz der Zona vom Epithel gebildet wird. Jedenfalls bleibt noch die Frage, woher die Zonasubstanz stammt, unklar und wartet ihrer Auflösung.

Reifungsteilung und Bildung der Richtungskörperchen.

Die wichtigsten Prozesse, die während der Eireifung stattfinden, vollziehen sich am Kern, der eine Reihe von Veränderungen durchmacht, die zur Bildung der Richtungskörperchen führen.

Nach den Angaben von Tafani (38) und Sobotta bildet die Maus eine Ausnahme unter den anderen Tieren, weil bei diesen gegen das allgemeine Gesetz in den meisten Fällen nur ein Richtungskörperchen sich abstösst. Nach Sobotta bilden nur $^1/_5$ der Eier zwei Richtungskörperchen.

Ich habe bei Meerschweincheneiern niemals die Bildung nur eines einzigen Richtungskörperchens beobachtet. In allen Fällen, wo der Bildungsprozess dieses Körperchens schon beendet war, also nach der Befruchtung, liessen sich immer zwei Richtungskörperchen erkennen. In allen anderen früheren Stadien war im Ei neben dem ausgestossenen ersten Richtungskörperchen die zweite Richtungsspindel zu sehen. Es ist daher als eine Regel (ohne Ausnahme?) anzunehmen, dass die Meerschweinchen immer zwei Richtungskörperchen bilden. Dieselben haben bei unserem Objekt, ebenso wie bei den anderen Säugetieren, verhältnismässig grosse Dimensionen. Der Durchmesser der Richtungskörperchen kann zwischen 0,012—0,017 schwanken, also ist er $^1/_4$—$^1/_5$ des ganzen Eidurchmessers gleich.

Was nun die Einzelheiten der Richtungsteilung betrifft, so habe ich zu Sobottas Angaben, die eine vollständige Bestätigung bei Meerschweinchen finden, wenig hinzuzufügen.

Wie bei der Maus in den Fällen, in denen sich zwei Richtungskörperchen bilden, die erste Richtungsspindel von der zweiten sich in Bezug auf die Grössenverhältnisse unterscheidet, so findet sich dasselbe bei Meerschweinchen auch. Fig. 1 und 4 zeigen diesen Unterschied ganz deutlich. Man kann nun aber zwei Hauptformen der ersten Richtungsspindel unterscheiden. In Fig. 4 ist ein Ei dargestellt, dessen Spindel durch ihre Grösse ausgezeichnet ist. Sie hat eine etwa fassförmige Gestalt, die Konvergenz der Strahlen ist nicht stark ausgeprägt; nur die peripherischen Strahlen konvergieren stärker, die centralen aber gehen fast parallel zueinander. Die Strahlen sammeln sich nicht an einem Punkte; eigentliche Pole lassen sich nicht feststellen. Die Dimensionen dieser Spindel sind: Breite 0,0125, Länge 0,0200 mm.

Bei der Spindel, die in der Fig. 3 abgebildet ist, konvergieren die achromatischen Fasern viel stärker, als bei der vorigen und die Enden der Spindel sind zugespitzt. Die Dimensionen dieser Spindel sind folgende: Breite 0,01, Länge 0,0150 mm.

Zwischen diesen Hauptformen kommen verschiedene Übergangsformen vor.

Die Centrosomen fehlen in allen Fällen, wie auch peripherische Strahlungen an den Spindelenden.

Wie bekannt, existiert bezüglich des Vorhandenseins von Sphären bei Richtungsspindeln der Säugetiereiern keine Übereinstimmung unter den Forschern. Sobotta, dessen Beobachtungen an normalen Eiern ausgeführt wurden, leugnet das Vorhandensein der Sphären an der Richtungsspindel ganz und gar. Andererseits sind zuerst von Flemming und dann von H. Rabl (20) und Spuler (30) bei einigen Säugetiereiern ziemlich deutlich ausgeprägte Sphären gefunden worden. Diese letz-

teren Befunde beziehen sich auf Eier, die zu Grunde gehenden Follikeln mit einer ziemlich fortgeschrittenen Atrophie angehören.

Im Fall Flemmings, auf welchen sich Spuler bezieht, handelt es sich um ein Ei, das in einem schon ganz atretischen Follikel liegt, in einem kompakten Gewebe von eingewucherten Zellenmassen, zwischen denen nur noch schwache Reste von chromatolytisch verändertem Epithel stecken, (siehe Seite 236, Flemming).

Dasselbe gilt auch von den Eiern, die von Rabl und Spuler beschrieben wurden.

Auf Grund der Präparate, die mir vorliegen, kann ich diese Beobachtungen im grossen und ganzen bestätigen. In Fig. 6 ist eine Spindel von einem zu Grunde gehenden Ei dargestellt; hier sieht man Sphären und Polstrahlungen. Es liegt nicht in dem Rahmen meiner Arbeit, auf diese Frage näher einzugehen und ich möchte hier nur betonen, dass es unbedingt notwendig ist, die Spindel der normalen Eier von der der zu Grunde gehenden zu unterscheiden. Bei den letzteren treten an den Spindelpolen ziemlich oft Sphären auf, wobei sie hauptsächlich bei den Eiern erscheinen, die den ziemlich stark degenerierten Follikeln angehören. Bei den normalen Eiern, deren Follikelepithel keine Atrophie zeigt, lassen sich die peripherischen Strahlungen niemals feststellen.

Statt der polaren Strahlungen treffen wir bei den Richtungsspindeln, wie es ja für Wirbeltiere überhaupt bekannt ist, eine seitliche Strahlung. Von den Spindelenden gehen einige Strahlen ab, die sich nicht nach dem Spindeläquator richten, sondern nach den Seiten abweichen. Diese Strahlen gelangen nicht zu den Chromosomen und stehen mit ihnen in keinem Zusammenhang; sie laufen in das Protoplasma des Eies, verschwinden bald unter den kleinen Dotterkörnchen und entgehen dann jeder weiteren Beobachtung. Die seitlichen Strahlen lassen sich nur bei der ersten Spindel konstatieren; bei der zweiten

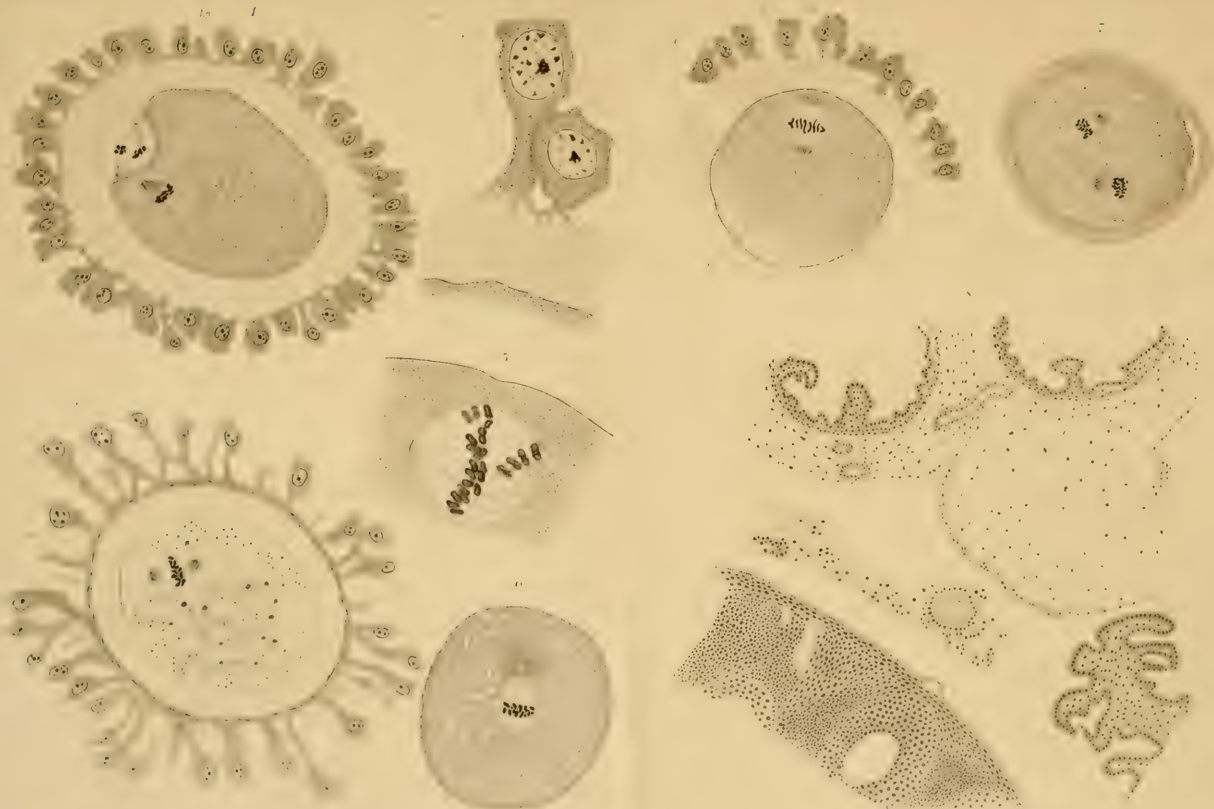
habe ich sie nicht erkennen können. Sie scheinen für die erste Richtungsspindel charakteristisch zu sein (vgl. die Befunde bei Amphioxus, Forelle, Amphibien).

Die Chromosomen der Richtungsteilung sind durch ihre kleinen Dimensionen kenntlich. Sie sind ungefähr halb so gross, wie die Chromosomen der Furchungsteilung. Ungeteilte Chromosomen sehen wie kurze, dünne Schleifchen aus, die bald winkelig gebogen sind, bald als gerade Stäbchen sich an die Spindelfasern anlegen. Nach der Teilung erscheinen sie als kurze Stäbchen von unregelmässiger Form.

Fast immer liegt die Richtungsspindel in den peripherischen Teilen des Eies; ich habe die centrale Lage der Spindel bei normalen Eiern niemals beobachtet; die Gleichmässigkeit meiner Beobachtung legt nur die Vermutung nahe, dass bei Meerschweinchen die Richtungsspindel bei normalen Eiern immer excentrisch liegt, falls hier nicht ein Zufall seine Hand im Spiel haben sollte. Die centrale Lage fand ich ausschliesslich bei zu Grunde gehenden Eiern, wobei die Spindel ganz anders aussah, indem sie mehr oder weniger denjenigen Spindeln ähnlich war, die Spuler als Furchungsspindeln parthogenetischer Teilung beschreibt.

Die Stellung der Spindel, zur Oberfläche des Eies, kann sehr verschieden sein und wir finden hier dieselbe Drehung der Spindel, die von Sobotta bei Mauseiern beschrieben ist und die bekanntlich bei fast allen Thieren beobachtet wird. Es ist mir nicht gelungen, eine ganz tangentiale Stellung der ersten Richtungsspindel zu beobachten, doch nach der Analogie von den Eiern der Maus kann man die Tangentialstellung als die ursprünglichere halten; sehr oft kommen schräg und senkrecht gestellte Spindeln vor und man muss annehmen, dass die Spindel eine Drehung um ungefähr 90° macht.

Der Vergleich der hier angeführten Abbildungen ist im Stande zu zeigen, dass die Spindel eine senkrechte Stellung in verschiedenen



Phasen der Richtungsteilung erreichen kann. So z. B. sieht man in Fig. 4 eine Spindel im Äquatorialplattenstadium, die ganz senkrecht zur Eioberfläche gestellt ist, während die Spindel in Fig. 9 noch etwas schräg liegt, obgleich sie sich in einem späteren Stadium und zwar im Diasterstadium befindet.

Die Metakinesestadien wie auch die Ausstossungsprozesse des Richtungskörperchen kommen sehr selten zur Beobachtung; ich habe nur einmal ein Metakinesestadium (Fig. 9) beobachtet, bei welchem die beiden Tochterplatten an den entgegengesetzten Polen der Spindel sich anordneten. Die achromatischen Verbindungsfasern nehmen einen gebogenen Verlauf, wodurch ein fassartiges Aussehen der ganzen achromatischen Figur entsteht. An den Verbindungsfasern bemerkt man eigentümliche Verdickungen, die zuerst von Sobotta an diesen Stadien der Richtungsteilung beobachtet wurden. Diese Verdickungen zeigen sich am Spindeläquator und stellen anscheinend lokale Verdickungen der achromatischen Fasern dar. Über die Bedeutung derselben kann ich noch weniger als Sobotta sagen.

Nach der Ausstossung des ersten Richtungskörperchens, das in der Vertiefung des betreffenden Teiles der Eioberfläche liegt, bildet sich der Rest der ersten Spindel gleich in die zweite Spindel um.

Die zweite Richtungsspindel unterscheidet sich von der ersten ziemlich bedeutend. Sie ist etwas länger und fast doppelt so schmal wie die erste; niemals treten hier solch grosse Spindeln auf, wie sie bei der ersten Richtungsteilung vorzukommen pflegen. Die Verbindungsfasern sammeln sich meist an einem Punkt, doch sieht man keine Centrosomen, wie auch keine Sphären. Ebenso fehlen die seitlichen Strahlen völlig.

Damit endet der Prozess der Reifung im Eierstock; die nächsten Reifungsprozesse, d. h. die Ausstossung des zweiten Richtungskörperchens, finden im Eileiter statt.

Ich möchte noch hier einen seltenen Fall der Teilung eines Richtungskörperchens beschreiben. Das betreffende Ei ist in Fig. 1 abgebildet. In Richtungskörperchen lässt sich ganz deutlich eine Mitose bemerken. Von beiden Polen, an denen man keine Centrosomen sieht, gehen zum Äquator achromatische Fasern ab, die zu den Chromosomen sich begeben. Die Chromosomen scheinen schon geteilt zu sein und haben das Aussehen von kleinen Stäbchen, die dicht nebeneinander liegen. In der Figur 1 ist nur ein Teil der Chromosomen von dieser Spindel abgebildet und zwar nur peripherische Gruppen derselben. Alle zusammen gesehen, bilden die Chromosomen eine Aquatorialplatte, die das Centrum der Spindel einnimmt.

In dieser Fähigkeit des Richtungskörperchen zur Teilung liegt die Erklärung der Tatsache des Auftretens dreier Richtungskörperchen bei einigen Eiern. Ein solches Ei hat v. Beneden abgebildet. Sobotta hat von 1459 Eiern, die er untersucht hat, nur zweimal Eier mit drei Richtungskörperchen gesehen, was auf ein äusserst seltenes Vorkommen solcher Fälle hinweist. Es ist mir nicht gelungen, ein Ei mit drei fertig gebildeten Richtungskörperchen zu beobachten.

Ich möchte hier, ehe als ich zur Beschreibung der Prozesse, die in der Tube stattfinden, übergehe, zwei Fälle einer Anomalie in der Bildung der ersten Richtungsspindel, und zwar die Spaltung derselben, d. h. die Bildung multipolärer Richtungsmitosen und das Auftreten zweier Richtungsspindeln in einem Ei beschreiben.

Die Spaltung der achromatischen Figur bei Richtungsspindeln wurde bei niedrigen Tieren von mehreren Forschern beobachtet. So z. B. haben Nussbaum (18), Kultzitsky (14), Boveri (15) u. a. eine Spaltung der ersten und der zweiten Richtungsspindel bei Ascaris beschrieben. Sala (26) ist es gelungen, experimenteller Weise (durch Kälte) die Bildung von multipolaren Richtungsspindeln bei Ascaris hervorzurufen. v. d. Stricht (33, 34)

hat bei Amphioxus und Thysanozoon Brocchi die multipolaren Mitosen beobachtet, und diese treten ziemlich häufig bei Pflanzen auf[1]). So viel mir bekannt ist, ist diese Anomalie bei Säugetieren noch nicht beobachtet worden. Ich habe sie dreimal getroffen, und zwar stets bei zu Grunde gehenden Eiern, deren Follikel in einer starken Atrophie sich befanden. Das eine Ei ist in Fig. 5 abgebildet.

Man sieht hier zwei Chromosomengruppen: eine grössere, die das Centrum der Spindel einnimmt und eine andere kleinere, die weitab von der Hauptgruppe liegt. Die achromatischen Fasern von der grösseren Chromosomengruppen sammeln sich zu drei Polen; die Fasern, die von der kleineren Gruppe ausgehen, liegen tiefer und sind auf der Figur nicht dargestellt. Also handelt es sich hier um eine vierpolige Spindel. Es ist bemerkenswert, dass eine solche Anordnung keinen Zufall darstellt. In allen drei Fällen habe ich ganz gleiche Bilder beobachtet und immer sonderte sich eine kleinere Gruppe von Chromosomen ab, die in der Lücke zwischen den beiden Polen der Spindelfigur lag.

Die zweite Anomalie ist in Fig. 7 dargestellt. Das Ei besitzt zwei weit voneinander liegende Richtungsspindeln, die für die Spindel der ersten Richtungsteilung gehalten werden müssen, weil man am Ei kein ausgestossenes Richtungskörperchen findet. Diese Anomalie habe ich nur einmal getroffen und zwar im Ei, dessen Follikel in einer weit vorgeschrittenen Atrophie sich befand. Natürlich ist die Entstehung zweier Richtungsspindeln nur dadurch zu erklären, dass das Ei noch vor dem Beginn der Richtungsteilung zwei Keimbläschen besass, was für mehrere Säugetiere wohl bekannt ist (H. Rabl [21] u. a.) und was ziem-

1) s. Häcker, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. 1899. Jena.

lich oft bei Meerschweinchen vorkommt[1]). Ich möchte hier noch hinzufügen, dass dem Anscheine nach zwei Keimbläschen auch eine einzige Richtungsspindel bilden können. Man findet nämlich in Eierstockseiern Spindeln, die sich durch eine ungeheure Menge von Chromatin auszeichnen; leider ist es mir nicht gelungen, die Menge des Chromatins genau zu bestimmen, doch scheinen solche Spindeln die doppelte Chromatinmenge zu besitzen.

Beschreibung der in der Tube sich vollziehenden Entwickelungsprozesse.

Beim Platzen des Follikels verlässt das Ei, von Epithelzellen umhüllt, den Eierstock und gelangt in den Zwischenraum, der sich zwischen der Eierstockoberfläche und den Tubenschlingen befindet. Die topographischen Verhältnisse sind in Fig. 8 dargestellt. Das Ei befindet sich im letzten Reifungsstadium, welches Eier im Ovarium erreichen. Ein Richtungskörperchen ist schon abgestossen und die zweite Richtungsspindel ist ausgebildet.

In demselben Zustand geht das Ei in die Tube über. Dann fangen die Epithelzellen des Discus proligerus allmählich an zu atrophieren, ihre Verbindung mit dem Ei wird gelöst, doch kann man am Ei verhältnismässig lange mehr oder weniger bedeutende Reste vom Epithel beobachten. In dem oberen Drittel der Tube liegt das Ei immer von Epithelzellen umhüllt, die manchmal 2—3 Schichten bilden. Später erhält sich eine anfangs grobfaserige, dann fast homogene Schicht, die an die Zona pellucida sich anschliesst und die dem oben beschriebenen perizonalen Netz entspricht. Man kann überhaupt sagen,

[1]) Es dürfte diese Beobachtung besonders interessant sein mit Rücksicht auf die mehrfach geäusserte Behauptung, dass aus zweikernigen Eiern Doppelmissbildungen hervorgehen können.

dass solche Reste des Epithels sich so lange erhalten, als das Ei im oberen und mittleren Teil der Tube sich befindet. Im unteren Teil derselben findet man Eier, die diese faserige oder homogene perizonale Schicht nicht mehr besitzen und dabei völlig nackt bloss von der Zona pellucida umgeben sind.

Wie es von Sobotta für die Maus beschrieben is, ist bei Meerschweinchen der mittlere Teil der Tube erweitert, so lange in ihm ein Ei gelagert ist. Diese Erweiterung ist zwar nicht so stark ausgeprägt, wie bei der Maus, lässt sich aber ganz gut erkennen. Allem Anschein nach steht sie in einer gewissen Abhängigkeit von der Anwesenheit des Eies in der betreffenden Abteilung der Tube.

So viel ich beobachten konnte, hat die Erweiterung der Tube nicht statt, wenn das Ei im Anfange des Eileiters sich befindet. Auch sieht man eine Tubenerweiterung, wenn das Ei in ihren unteren Teile übergeht, nicht mehr. Jedenfalls scheint die Erweiterung des Eileiters so charakteristisch zu sein, dass man, wenn man eine solche Abteilung der Tube in den Schnitten trifft, in den nächsten Schnitten ein Ei mit Sicherheit erwarten kann.

Nach Sobotta bleibt das Ei in dieser Tubaabteilung bis zur Befruchtung, die hier stattfindet. In den meisten meiner Fälle, und zwar in denjenigen, in welchen die Weibchen bald nach dem Wurf (resp. Brunst) begattet waren, verhielt sich die Sache ebenso, d. h. die Befruchtung fand in der mittleren erweiterten Tubenabteilung statt. Doch ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass die Eier in anderen Teilen der Tube befruchtet werden können. Ich habe einige Fälle beobachtet, in denen die Begattung ziemlich spät (2 Tage) nach dem Wurf geschah. Das Ei, das die zweite Richtungsspindel in dem Metakinesestadium und einen jungen Spermakern besass, lag in der unteren Abteilung des Eileiters.

Die nächsten Reifungsstadien stehen in einer unmittelbaren Abhängigkeit von der Befruchtung. Erfolgt keine Befruchtung, so bildet das Ei auch kein zweites Richtungskörperchen. Dieses Stadium der Reifung ist das letzte, welches ein unbefruchtetes Ei erreichen kann. Ich habe bei unbefruchteten Eiern keine späteren Phasen der zweiten Richtungsteilung beobachtet, wie ich auch bei denselben niemals zwei abgestossene Richtungskörperchen finden konnte, was in voller Übereinstimmung mit der Maus (Sobotta) steht.

Stadien des Eindringens des Spermatozoons, wie auch die früheren Stadien der Veränderungen des Spermakopfes liegen mir nicht vor. Meine Präparate betreffen nur die Entwickelungsphasen, bei denen im Ei ein chromatisches Körperchen, d. h. ein junger Spermakern sich erkennen lässt. Ich möchte vorher die Stadien, die ich beobachtet habe, beschreiben.

In Fig. 12 ist ein Ei dargestellt, in welchem man ausser einer Richtungsspindel ein chromatisches starkgefärbtes Körperchen findet, das nicht weit von der Eioberfläche liegt. In diesem Präparate ordnen sich die chromatischen Häufchen des Körperchens so an, dass sie ein Kränzchen bilden; in anderen Fällen hat das Körperchen ein verschiedenes Aussehen; bald sieht es wie ein einziges chromatisches Häufchen aus, bald besteht es aus mehreren, unregelmässig angeordneten Chromatinkörnchen. Manchmal kann man bemerken, dass dieses chromatische Körperchen in einer hellen Vakuole liegt. Ich halte dieses Körperchen für einen umgewandelten Spermakopf, der im Begriff ist, sich in einen Spermakern umzubilden.

Die Richtungsspindel hat das gleiche Aussehen, wie bei unbefruchteten Eiern auch. Ihre Chromosomen sind geteilt, doch liegen sie noch dicht aneinander.

In Fig. 13 ist ein späteres Stadium abgebildet. Die Richtungsspindel befindet sich hier im Diasterstadium und ist im

Querschnitt getroffen, in der Figur ist bloss die eine dem Eizentrum zugekehrte Platte dargestellt. Nahe daran liegt ein Spermakern, der sich in einer hellen Vakuole befindet. Der Spermakern ist bedeutend tiefer eingedrungen, als bei dem Ei in Fig. 12.

In mehreren Präparaten findet man einen jungen Spermakern, der verschiedene Lagen im Ei einnimmt und man kann verfolgen, wie der Spermakern allmählich in die Tiefe des Eies sich hineinschiebt und an die zweite Richtungsspindel heranrückt. In allen Fällen, in denen der Spermakern noch weit von der Spindel entfernt liegt, in denen er sich also irgendwo in den peripherischen Teilen des Eies befindet, bleibt die Richtungsspindel unverändert und erst dann, wenn der Spermakern die tieferen Schichten des Eies erreicht hat und ziemlich nahe an die Spindel herangetreten ist, tritt diese in das Diasterstadium.

Vergleicht man diese Prozesse bei Meerschweincheneiern mit denen, die bei Mauseiern von Sobotta beschrieben worden sind, so kann man sagen, dass die Befruchtung, resp. das Eindringen des Spermatozoons, bei beiden Tierformen zu derselben Zeit stattfinden muss und zwar dann, wenn die zweite Richtungsspindel im Anfange der Metakinese sich befindet. Doch lässt sich ein Unterschied zwischen beiden Tieren bemerken. Bei der Maus (Sobotta) bildet sich die Diasterphase der zweiten Richtungsteilung gleich nach dem Eintreten des Spermatozoons. Der Spermakopf (vergl. Fig. 11 in Sobottas Arbeit) behält in diesem Moment noch sein typisches, ovoides Aussehen und liegt in der Peripherie des Eies im Empfängnishügel. Bei Meerschweinchen dagegen tritt die Bildung des Diasters später auf, nämlich wenn der Spermakopf schon tief ins Eiinnere eingedrungen ist und sein Aussehen bedeutend verändert hat; man ist versucht zu glauben, dass eine gewisse Zeit vergehen muss, eher die Diasterphase auftritt, eine Zeit, während der die Ver-

änderungen des Spermakerns und seine Annäherung an die Spindel stattfinden.

Was nun die Zeit betrifft, die vom Coitus bis zum Eindringen des Spermatozoons vergangen ist, so ist dies ebenso schwer genau zu entscheiden, wie es überhaupt schwer ist das Alter anderer Entwickelungsphasen zu bestimmen, weil von zwei dazu notwendigen Daten (Ovulations- und Coituszeit) das eine, wie oben gesagt ist, nur vermutungsweise angegeben werden kann. Zuerst habe ich das junge Spermakernstadium, das in Fig. 10 abgebildet ist, nach 6 Stunden post coitum beobachtet. Vor dieser Zeit fand ich nur unbefruchtete Eier. Diese Zeitangaben stehen den (Sobottas) Angaben über die Maus (6—10 St. nach der Begattung) sehr nahe.

Weiterhin kommt es, und scheinbar sehr schnell (bei der Maus nach Sobotta während 1 St.) zur Bildung der Vorkerne. Ich konnte keine Zeit hierfür feststellen; mir lagen nur die ganz ausgebildeten Vorkerne vor, die mehr oder weniger nahe aneinander liegen. Dieses Stadium kommt sehr oft zur Beobachtung. Bei Meerschweinchen wurde es bereits an ganzen Eiern von Rein gesehen.

In Fig. 14, 15, 16 ist dieses Stadium abgebildet. Bei jüngeren Vorkernstadien ist der Spermakern etwas kleiner und tiefer im Ei gelegen als der Eikern. Dann rücken beide Vorkerne an die Eioberfläche und liegen dicht nebeneinander. Die Kerne sind auffallend hell und scheinen sehr reich an Kernsaft zu sein; sie sind mit feinen achromatischen Fädchen durchsetzt, an denen kleine stark färbbare Körnchen liegen. In jedem Vorkerne findet man einen oder zwei, manchmal auch mehr Nukleolen. In einigen Fällen besitzt der Eikern mehr Nukleolen, als der Spermakern.

Im Vorkernstadium lässt sich eine eigentümliche Besonderheit beobachten. Wie es in Fig. 14 und 15 dargestellt ist, liegt zwischen den beiden Vorkernen ein dünnes stark färbbares

Fädchen, das nach der Heidenhainschen Färbung eine intensive schwarze Farbe annimmt; mit Hämalaun färbt es sich dunkelviolett. Dieses Fädchen liegt zum Teil der inneren Fläche des einen Vorkernes an; wenn die Vorkerne noch keine grössere Strecke voneinander entfernt sind, findet man das Fädchen am Spermakern. In dem Fädchen lassen sich zwei Teile unterscheiden, von denen der eine kürzere dick und gerade aussieht, der andere dünn und geschlängelt ist. Der zweite Teil ist ziemlich lang und lässt sich in einigen Fällen durch $^2/_3$ des Eidurchmessers verfolgen.

In letzter Zeit hat dasselbe v. d. Stricht bei der Fledermaus gesehen. Es lagen ihm zwei Eier in Vorkernstadium vor, bei denen die Vorkerne noch ziemlich weit voneinander entfernt lagen. Von dem Spermakern ging ein dunkel gefärbtes Fädchen, das in seinem oberen Teil verdickt und mit seinem Ende zur Peripherie gerichtet war, aus. v. d. Stricht hält dieses Fädchen für den Schwanz eines Spermatozoon.

Bei anderen Wirbeltieren ist das Eindringen des Spermatozoonschwanzes von Nicolas (17) für Reptilien und noch früher von Fick (6) und neuerdings von Jenkinson (10) für Amphibien beobachtet worden. Nicolas hat ein dünnes geschlängeltes Fädchen, das einem Spermatozoonschwanz sehr ähnlich aussah, an den Nebenspermakernen bei der Blindschleiche gesehen. Fick und Jenkinson konnten mit voller Klarheit verfolgen, dass das Spermatozoon bei Axolotleiern in das Ei mit dem Schwanz zusammen eindringt.

Angesichts dieser Angaben von Fick, Jenkinson, Nicolas und v. d. Stricht habe ich mich bemüht ein solches Fädchen bei jüngeren Spermakernen zu finden, aber ganz vergeblich. In keinem der Präparate, welche eben diese Stadien enthielten, liess sich das Fädchen bemerken. Ebenso war es unmöglich, dasselbe in allen Vorkernstadien zu finden. Ungefähr in der Hälfte der Fälle fehlte es. Wenn demgemäss das

oben beschriebene Fädchen wirklich ein Spermatozoonschwanz ist, worauf sein Aussehen ja hinweist, so ist anzunehmen, dass das Eindringen des Schwanzes nicht immer stattfindet, sondern fakultativ ist, dass bei einigen Eiern bloss der Kopf des Spermatozoons eintritt, bei anderen dagegen das ganze Spermium eindringen kann.

Ich möchte hier noch eine Anomalie beschreiben, die hauptsächlich im Vorkernestadium zur Beobachtung kam.

In einigen Fällen findet man neben beiden gleich entwickelten Vorkernen noch ein chromatisches Körperchen, das scharf mit Hämatoxylin oder Hämalaun sich färbt. Es hat meistens eine runde Form und besteht aus chromatischen Körnchen. Nach seinem Aussehen steht es sehr nahe dem jungen Spermakerne. Manchmal findet man dieses Körperchen in späteren Stadien, z. B. im Diasterstadium der ersten Furchungsteilung, wie es in Fig. 20 abgebildet ist. Es liegt der Gedanke sehr nahe, dass wir es hier mit Nebenspermakernen zu thun haben, also mit einer zweiten (nachträglichen) Befruchtung, aber ich kann keine sicheren Beweise für diese Anschauung bringen und möchte sie nur mit grosser Reserve behaupten.

Nun kehre ich zur weiteren Beschreibung der Vorkerne und der ersten Furchungsmitose zurück, und ich muss sagen, dass sich in meiner Arbeit gerade hier eine grosse Lücke findet und mehrere Stadien der Kernauflösung und der ersten Furchungsteilung fehlen. Es liegen mir nur einige Präparate von den ersten Phasen der Kernauflösung, dann vom Äquatorialplatten- und Diasterstadium der ersten Furchungsteilung vor, die ich nun kurz beschreiben möchte.

In Fig. 10 sind Vorkerne abgebildet, in denen die Anfangsphasen der Chromosomenbildung sich erkennen lassen. An den achromatischen Fasern treten mehrere stark färbbare Verdickungen auf, die stellenweise schon kleine Chromosomenschleifen bilden. In diesem Stadium findet man noch Nucleoli,

die in dem betreffenden Falle doppelt sind. Von späteren Phasen liegen mir Vorkerne vor, in welchen die Bildung der Chromosomen weiter gegangen ist und man sieht in jedem Kern mehrere verflochtene Chromosomenschleifen; es bereiten so sich also beide Vorkerne zur Teilung vor, ohne zu verschmelzen, wie es auch für die Maus von Sobotta festgestellt ist. Es kommt also auch beim Meerschweinchen nicht zur Bildung eines Furchungskernes, der nach v. Beneden beim Kaninchen auftritt.

Im Stadium der Äquatorialplatte der ersten Furchungsspindel, wie es Fig. 13 zeigt, bilden die Chromosomen eine einzige Gruppe und ordnen sich in der ganzen Ausdehnung des Spindeläquators an. Der Querschnitt dieses Stadiums ist in Fig. 17 dargestellt. Die Dimensionen der Furchungsspindel sind ziemlich klein: von Pol zu Pol ist sie 0,015 mm lang. Der Querdurchmesser 0,0125 mm. Die Chromosomen der Furchungsmitosen sind jedoch grösser, als bei den Richtungsmitosen. An den Polen der Furchungsspindel lassen sich schwach entwickelte Polstrahlen erkennen; Sphären und Centrosomen dagegen konnte ich nicht bestimmt sichtbar machen, wohl aber eine deutliche Verdichtung des Protoplasmas an den Polen. Mein nächstes Stadium, ein Diasterstadium, habe ich in Fig. 20 abgebildet. Die Chromosomen sind in zwei Tochterplatten angeordnet, zwischen denen sehr dünne und lange achromatische Verbindungsfasern ausgespannt sind. Von den äusseren Teilen der Tochterplatten gehen die achromatischen Fasern aus, die an den Polen sich sammeln. Merkwürdigerweise und ganz im Gegensatz zu der Maus, bei welcher die Vorkerne und späteren Furchungsmitosen im Zentrum des Eies liegen, laufen diese Prozesse bei Meerschweincheneiern immer in den peripherischen Teilen des Eies ab.

Fassen wir jetzt alles, was über die Reifungs- und Befruchtungsprozesse bei Meerschweincheneiern gesagt ist, zusammen, so kommen wir zu folgenden Schlüssen:

1. Beim Meerschweinchen stossen die Eier immer zwei Richtungskörperchen ab.

2. Die erste Richtungsspindel zeichnet sich durch ihre Grösse aus und tritt in zwei Arten auf: in grösseren, breiten Spindeln und in schmäleren mit zugespitzten Enden.

3. Bei der ersten Richtungsspindel lässt sich eine seitliche Strahlung erkennen, die bei der zweiten Richtungsspindel fehlt. Centrosomen und Sphären fehlen sowohl bei der ersten, wie auch bei der zweiten Richtungsspindel in allen Fällen normaler Eier; sie kommen nur bei den zu Grunde gehenden Eiern gelegentlich zur Beobachtung.

4. Die Lage der Richtungsmitosen bei normalen Eiern ist. excentrisch.

5. Die zweite Richtungsspindel ist länger und schmäler, als die erste.

6. Das erste Richtungskörperchen wird im Eierstock ausgestossen, das zweite — im Eileiter. Das Stadium des fertiggebildeten ersten Richtungskörperchens und der zweiten Richtungsspindel ist das letzte, welches unbefruchtete Eier erreichen können. Die späteren Reifungsprozesse stehen in Abhängigkeit von der Befruchtung, ohne die sie nicht zum Ablauf kommen.

7. Die Vorkerne des Meerschweincheneies zeichnen sich durch relative Grösse und Helligkeit aus und scheinen arm an Chromatin zu sein.

8. Die Vorkerne, wie auch die mitotischen Figuren der ersten Furchungsteilung liegen im Meerschweinchenei immer excentrisch, nie central wie bei der Maus.

Die Veränderungen des Eiprotoplasmas während der Reifungs- und Befruchtungsprozesse.

Sowohl bei reifenden Ovarialeiern, wie auch bei Eiern nach der Befruchtung bis zur ersten Furchung lassen sich Ver-

änderungen im Bau des Eiprotoplasmas erkennen, die zu einer polaren Differenzierung des Eiprotoplasmas führen.

Die Säugetiereier, die bisher untersucht sind, zeigen bedeutende Verschiedenheiten in der Fähigkeit der polaren Differenzierung des Dotters. Die Mauseier, so viel aus Sobottas Untersuchungen hervorgeht, zeigen keine Trennung des Dotters in zwei Pole, die Kaninchen- und Fledermauseier hingegen lassen den v. Benedenschen und v. d. Strichtschen Angaben zufolge eine polare Differenzierung schon sehr früh erkennen. Nach v. Beneden kann man beim Kaninchenei schon zu der Zeit, in welcher das Keimbläschen seine centrale Stellung in eine peripherische ändert, „une couche corticale et une masse médullaire" unterscheiden. In der kortikalen Schicht liegt das Keimbläschen. Diese Schicht hat ein homogenes Aussehen; sie entbehrt die Dotterkörnchen und bildet mit dem Keimbläschen „une lentille cicatriculaire", unter dem die Medullarmasse liegt. Nach v. d. Stricht ändert sich die gleichmässige Anordnung des Dotters bei Fledermauseiern zuerst während der Bildung der ersten Richtungsspindel. Der centrale Teil des Eies besitzt dann einen pseudoalveolären Bau, während um die erste Spindel eine peripherische Schicht des Eies sich bildet „qui apparaît une mince zone de vittelus compacte et dance plus ou moins homogène, où les vésicules claires font défaut." Nach v. d. Stricht unterscheidet man daher eine centrale deutoplasmatische Schicht und eine kortikale Zone des Eies. Allmählich nimmt die kortikale Schicht zu und bei befruchteten Eiern kann man ganz deutlich „le pole animal et le pole végétativ" unterscheiden.

Ich möchte hier eine Reihe von Stadien beschreiben, die für eine Differenzierung des Protoplasmas bei Meerschweincheneiern sprechen.

Das Protoplasma der Eier, die ein Keimbläschen oder die ersten Richtungsmitosen besitzen, scheint von ganz gleichmässigem Bau zu sein; bei den Eiern, die in Fig. 4 und 5 abgebildet

sind und die im Stadium der ersten Richtungsspindel sich befinden, sieht man, dass das Ei in seinen allen Teilen gleichartig mit kleinsten Körnchen besäet ist, die nur an der Peripherie des Eies etwas dichter angeordnet sind. Im Protoplasma lassen sich keine Vakuolen bemerken. In einigen Fällen, sowohl in diesen Stadien, wie auch in viel späteren sieht man manchmal im Ei gröbere Körnchen (Fig. 3), die unregelmässig im Protoplasma zerstreut sind. Es handelt sich hier vermutlich um die grossen Körnchen, die in stärkerer Anzahl bei jungen Eiern auftreten und die „restes de noyaux vittellogènes en voie de dégénération" nach v. d. Stricht darstellen.

Nachdem das erste Richtungskörperchen ausgestossen ist, treten zuerst Veränderungen in der Anordnung des Eiprotoplasmas auf. In den centralen Teilen des Eies, das in Fig. 1 abgebildet ist, kann man kleine, nicht zahlreiche helle Vakuolen, resp. Alveolen sehen, indem die peripherischen Abschnitte des Eies das frühere dichtkörnige Aussehen beibehalten. In diesem Stadium unterscheidet man manchmal zwei schon gut abgegrenzte Schichten des Protoplasmas: die eine, eine grössere, alveoläre, die andere, eine körnige, die der ersteren aufliegt. Es ist hier am Platze zu bemerken, dass die Protoplasmadifferenzierung nicht immer im bestimmten Verhältnis zu den Kernveränderungen steht und dass sie bald früher, bald später auftritt. In einigen, wohl seltenen Fällen findet man schon bei Eiern mit Keimbläschen die Bildung der Alveolen, in anderen ist bei Tubeneiern noch keine Differenzierung des Protoplasmas zu erkennen. Doch findet man meistens bei Tubeneiern, sowohl nach der Befruchtung, wie auch bei unbefruchteten Eiern eine fortgeschrittene Bildung der Vakuolen (Fig. 10, 12, 13). In Fig. 8 und 10 kann man schon zwei deutlich ausgeprägte Schichten des Protoplasmas unterscheiden; in der peripherischen dichtkörnigen Schicht liegt die zweite Spindel. In Widerspruch hierzu scheint das Ei Fig. 13 zu stehen, weil um den Rest des

zweiten Richtungsdiasters keine Verdichtung des Protoplasmas zu sehen ist. Dies hängt davon ab, dass der Schnitt quer zur körnigen Zona durchgeführt ist und in der Figur nur tiefer gelegene Schichten des Eies dargestellt sind. Der peripherische körnige Teil desselben ist abgeschnitten.

Nach v. Beneden unterscheidet man bei befruchteten Kanincheneiern drei Schichten; die oberflächliche homogene Schicht, die bereits unregelmässig körnige, intermediäre Schicht und die undurchsichtige gleichmässig körnige medulläre Masse. Derartige Schichten vermag ich bei Meerschweinchen nicht zu erkennen.

Je mehr beide Vorkerne sich umeinander nähern, desto klarer wird die Differenzierung des Protoplasmas und man findet in den Stadien, in welchen beide Vorkerne nebeneinander liegen zwei klar ausgeprägte Zonen. In Fig. 15 sieht man eine dichte Schicht des Protoplasmas um die Vorkerne herum, in Fig. 14 nimmt der körnige Teil ungefähr $^1/_3$ des ganzen Eies ein. In der körnigen Zona, die keine Alveolen besitzt, liegen die Vorkerne. In einigen Fällen findet man in der körnigen Zona bloss den Eikern, während der Spermakern noch in der alveolären Zone sich befindet, was ja davon abhängt, dass der Eikern überhaupt näher an dieser Zone liegt und sie früher als der Spermakern erreichen kann.

Die körnige Zone lagert sich an den Eipol, welcher der Stelle der Abstossung der Richtungskörperchen entgegengesetzt ist.

In dieser Anordnung des Protoplasmas findet man die Erklärung der oben erwähnten excentrischen Lage der Vorkerne und der späteren mitotischen Phasen der ersten Furchungsteilung bei Meerschweinchen, und man kann bei unserem Objekt, wie bei der Fledermaus und Kaninchen, einen animalen und einen vegetativen Pol des Eies unterscheiden. Ich möchte doch hier hinzufügen, dass, obwohl die polare Anordnung des

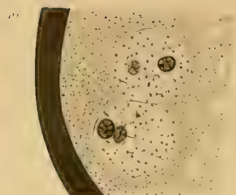
Protoplasmas als Regel für das Meerschweinchen gelten dürfte, einige Ausnahmen existieren, in denen die Furchungsmitosen nicht in dem animalen Pol liegen. So befindet sich sogar der in Fig. 20 abgebildeter Diaster der ersten Furchungsteilung nicht in der körnigen, sondern in der alveolären Zona.

Angesichts der polaren Differenzierung des Protoplasmas der Eier beim Meerschweinchen liegt vielleicht der Gedanke sehr nahe, dass diese Eier systematisch niedriger gestellt werden müssen, als die Mauseier und dass sie sich in dieser Beziehung den Eiern nähern, bei denen die polare Differenzierung des Eiprotoplasmas besonders charakteristisch ist (Reptilien, Vögel, Monotremen).

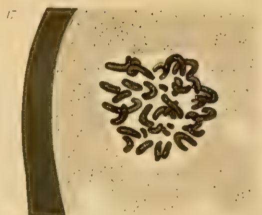
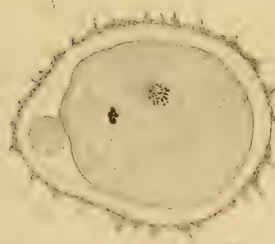
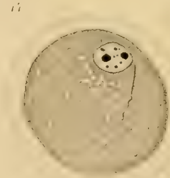
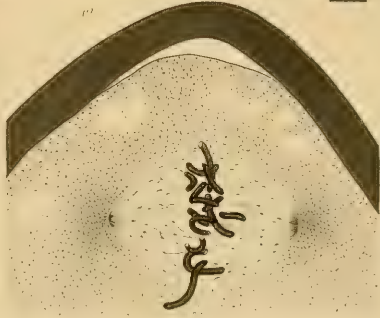
Zum Schluss erlaube ich mir Herrn Prof. J. Sobotta meinen ergebensten Dank auszusprechen, sowohl für die Zuweisung des Arbeitsthemas, wie auch für die Ratschläge bei der Anfertigung dieser Arbeit.

Ich danke auch Herrn Prof. Stöhr für die liebenswürdige Erlaubnis in seinem Institut arbeiten zu dürfen und Herrn Dr. Peter für die Hilfe, die er mir oft während meiner Studien im Würzburger Anatomischen Institut gewährt hat.






Litteratur-Verzeichnis.

1. v. Beneden, La maturation de l'oeuf, la fécondation et les premiers phases du développement embryonaire des mammifères d'après des recherches faites chez le lapin. Com. prél. Bull. de l'academie royale de Belgique. T. XL. 1875.
2. — Recherches sur l'embryologie des mammifères, la formation des feuillets chez le lapin. Arch. de biologie. 1880.
3. — und Ch. Julin, Observations sur la maturation, la fécondation et la ségmentation de l'oeuf chez les cheiroptères. Archives de biologie. T. 1. 1880.
4. Bischoff, Entwickelungsgeschichte des Meerschweincheneies. Giessen 1852.
5. Boveri, Zellenstudien. Heft 1.
6. Fick, Über die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1893. Bd. 56.
7. Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig 1882.
8. — Über die Bildung von Richtungsfiguren in Säugetiereiern bei Untergang Graafscher Follikel. Archiv f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1885.
9. Ebner, Über das Verhalten der Zona pell. zum Ei. Anat. Anz. Bd. XVIII. 1900.
10. Jenkinson, J. W., Observations on the Maturation and Fertilisation of the Egg of the Axolotl. Quarterly journal of Microscopical science. 1904.
11. Gerlach, L., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Ovulationsvorganges der Säugetiere. Sitzungsberichte der Phys.-med. Societät in Erlangen. 22. Heft. 1890.
12. Hensen, Beobachtungen über die Befruchtung und Entwickelung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschr. f. Anatomie u. Entwickel. Bd. I. 1876.
13. Hubrecht, Furchung und Keimblattbildung bei Tarsius spectrum. Verhandl. d. Koniizklijske Akademie van Wetenschappen. Amsterdam 1902.

14. Kultzitsky, Die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris megal. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 31. 1887.

15. Lubarsch, Über die Eireifung der Metazoen, insbesondere über die Rolle der Nuklearsubstanz und die Erscheinungen der Dotterbildung. Ergeb. d. Anat. 1902.

16. Nagel, Das menschliche Ei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI. 1898.

17. Nicolas, Recherches sur l'embryologie des Reptiles. Contribution à l'étude de la fécondation chez l'orvet. Archives d'anatomie microscopique. 1900.

18. Nussbaum, Über die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 23.

19. Pflüger, Über die Eierstücke der Säugetiere und Menschen. 1863.

20. Rabl, H., Zur Kenntnis der Richtungsspindeln in degenerierenden Säugetiereiern. Akad. d. Wiss. Wien 106. 1897.

21. — Mehrkernige Eier. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 54.

22. Rein, Beiträge zur Kenntnis der Reifungserscheinungen und Befruchtungsvorgänge am Säugetiereie. Archiv f. mikr. Anat. 1873. Bd. 23.

23. Reichert, Beiträge zur Entwickelung des Meerschweinchens. Abh. d. kgl. preuss. Akad. d. Wiss. 1861.

24. Retzius, Die Intracellularbrücken des Eierstockeies und der Follikelzellen sowie über die Entwickelung der Zona pellucida. Verhandl. d. anat. Gesellsch. III. Vers. 1889.

25. — Zur Kenntnis vom Bau des Eierstockeies und des Graafschen Follikels. Hygeia. Festband.

26. Sala, Experimentelle Untersuchung über die Reifung und Befruchtung der Eier bei Asc. meg. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44. 1895.

27. Sobotta, Die Reifung und Befruchtung des Wirbeltiereies. Ergebnisse d. Anat. und Entwickelungsgesch. 1896.

28. — Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45. 1895.

29. — Über die Bedeutung der mitotischen Figuren in den Eierstockseiern der Säugetiere. (Ein Beitrag zur Kenntnis der ersten Richtungsspindel der Säugetiere.) Festschr. zur Feier ihres 50jährigen Bestehens herausgegeben von der Phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg. 1899.

30. Spuler, Über die Teilungserscheinungen der Eizellen in degenerierenden Follikeln des Säugetierovariums. Anat. Hefte. 1901. Bd. XVI.

31. v. d. Stricht, La ponte ovarique et l'histogenèse du corps jaune. Bull. de l'acad. royale de Medic. de belgique. 1901.

32. — La rupture du follicule ovarique et l'histogenèse du corps jaune. Compt. rendus de l'assoc. des anatomistes. 1901.

33. — Anomalies lors de la formation de l'amphiaster de rebut. Bibl. An. 1896.

34. — Etude de plusieurs anomalies intéressantes lors la formation des globules polaires. Livre jubilaire dédié à Charles v. Bambeke. 1899.

35. v. d. Stricht, Les „pseudochromes“ dans l'oocyte de chauve-souris. Compt. rend. de l'associat. des anatomistes. 1902.

36. — Le spermatozoïde dans l'oeuf de chauve-souris (V. nocula). Verh. d. anat. Gesellsch. in Halle. 1902.

37. — La structure et la polarité de l'oeuf de chauve-souris (V. noctula). Compt. rend. de l'association des anat. 1903.

38. Tafani, A., La fecondazione e segmentazione studiate nelle uova dei topi. Atti dell'accademia med.-fisica fiorentina. 1887.

39. Waldeyer, Die Geschlechtszellen. Im Handb. d. vergl. u. exp. Entwickelungsgesch. d. Wirbelt. Herausg. von O. Hertwig. 1903.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Abbildungen sind mit dem Zeichnenapparat nach Abbe (Zeiss) gemacht werden. Die Fig. 1, 3, 4, 6, 7, 9, 10, 12, 13, 14, 15, 18, 20 sind bei Zeiss Hom. Imm. $^1/_{12}$ Ok. 2. (Vergr. 530 fach), die Fig 2, 5, 11, 16, 17, 19 bei demselben System und Komp.-Ok. Nr. 12 (Vergr. 1500 fach) und die Fig. 8 bei System Aa und Ok. 2 (Vergr. 54) abgebildet.

Bezeichnungen:

Er. Eierstock; E. Ei; t Tubenschlingen; fr. Fimbria der Tube; z. Zona pellucida: me. Eimembran; Ep. Epithelzellen des Discus proligerus; rep. Reste vom Epithel des Discus proligerus; pzn. perizonales Fasernetz; rsp_1 erste Richtungsspindel; rsp_2 zweite Richtungsspindel; rk_1 erstes Richtungskörperchen; rk_2 zweites Richtungskörperchen; sp. Spermakern; Spschw. Spermatozoenschwanz; Fsp. Furchungsspindel; Nbk. chromatisches Nebenkörperchen (Nebenspermakern).

Fig. 1. Ovarialei mit dem ersten Richtungskörperchen und mit der zweiten Spindel. Im Richtungskörperchen sieht man eine Mitose. In der Zona pellucida sind mehrere Fortsätze der Epithelzellen zu sehen.

Fig. 2. Zwei Epithelzellen des Discus proligerus. (Das Ei befindet sich im Keimbläschenstadium).

Fig. 3. Ovarialei mit der ersten Richtungsspindel (kleinere Form).

Fig. 4. Ovarialei mit der ersten Richtungsspindel (grössere Form).

Fig. 5. Eine atypische Form der ersten Richtungsspindel. Das Ei gehört einem zu Grunde gehenden Follikel an.

Fig. 6. Centrale Spindel im zu Grunde gehenden Ei. Am Eipol lässt sich eine Sphäre erkennen.

Fig. 7. Ei mit zwei Richtungsspindeln.

Fig. 8. Das Ei gleich nach dem Platzen des Follikels. Das Ei liegt im periovarialen Raum.

Fig. 9. Ovarialei in der Metakinesephase der ersten Reifungsteilung.

Fig. 10. Unbefruchtetes Tubenei mit zweiter Richtungsspindel.

Fig. 11. Zweite Richtungsspindel bei stärkerer Vergrösserung.

Fig. 12. Befruchtetes Ei mit erstem Richtungskörperchen, zweiter Spindel und mit jungem Spermakern.

Fig. 13. Befruchtetes Ei. Diasterphase der zweiten Richtungsteilung. Die mitotische Figur ist im Querschnitt getroffen.

Fig. 14. Ei mit Spermakern, der im animalen (körnigen) Pol des Eies liegt. Neben dem Kern sieht man ein schwarzes Fädchen (Spermatozoenschwanz?)

Fig. 15. Ei mit beiden Vorkernen.

Fig. 16. Vorkerne im Anfangsstadium der Kernauflösung.

Fig. 17. Spindel der ersten Furchungsteilung im Querschnitt.

Fig. 18. Spindel der ersten Furchungsteilung.

Fig. 19. Dieselbe Spindel bei stärkerer Vergrösserung.

Fig. 20. Diasterphase der ersten Furchungsteilung. Im Ei sieht man ein chromatisches Körperchen (Nebenspermakern?).

Aus dem anatomischen Institut zu Greifswald.

ZUR KENNTNIS DER STRUKTUR DES OOLEMMAS DER SÄUGETIEREIZELLEN.

VON

ADOLF FISCHER,
GREIFSWALD.

Mit 5 Abbildungen auf Tafel 55.

Der sich entwickelnde Eierstocksfollikel der Säugetiere zeigt bekanntlich im wesentlichen dieselben Bestandteile wie die Eisäckchen der übrigen Wirbeltiere. Er besteht wie diese aus der bindegewebigen und gefässhaltigen Theca folliculi, der Basalhaut und dem Follikelepithel, welches die Eizelle umkapselt. Er unterscheidet sich aber während seiner weitern Entwickelung von den Follikeln aller andern Wirbeltiere und auch der Monotremen oder eierlegenden Säugetiere, sofern er aus dem Zustande des primären, soliden Follikels allmählich reifend in den des blasenförmigen Follikels (folliculus vesiculosus s. Graafii) übergeht und dabei den allen übrigen Wirbeltieren fehlenden liquor folliculi bildet. Die Eizelle der placentalen Säugetiere enthält eine viel geringere Menge Dotter als die der Monotremen und der meisten übrigen Vertebraten; infolgedessen bleibt sie im Vergleich zu deren Eiern auch ganz ausserordentlich klein, während dagegen die Follikel der Säugetiere zu bedeutender Grösse heranwachsen können und ihr Epithel sich mehrfach schichtet, ehe in ihm die mit liquor erfüllten Vakuolen auftreten. Sind diese gebildet, so fliessen sie entweder zu einer einheitlichen, mit liquor erfüllten Höhle (z. B. beim Menschen, Hund, Wiederkäuern) zusammen und drängen die im Cumulus ovigerus eingeschlossene Eizelle an die Follikelwand; oder es bleiben radiäre Zellscheidewände oder Säulen, die das Eiepithel mit der peripheren Epitheltapete verbinden, die Retinacula, bestehen (z. B. beim Kaninchen, Igel u. a.), und die Eizelle liegt durch sie in ihrem Eiepithel fixiert in der Mitte der Follikelhöhle.

Auch die Ernährung der Säugetiereizelle geht in sehr eigentümlicher Weise vor sich. Während bei den übrigen Wirbeltieren sich zwischen die bis an die Basalhaut der Follikel heranreichenden Blutkapillaren und die Oberfläche der Eizelle nur eine einschichtige oder wenn geschichtet, so doch relativ dünne Epithellage und das Oolemma einschiebt, liegt bei den placentalen Säugetieren die Eizelle vorübergehend oder bleibend zentral oder exzentrisch im Follikel, von der ernährenden Blutquelle durch eine dicke, mehrfach geschichtete Epithelschicht und bei Ausbildung von Retinaculis auch noch durch die Follikelflüssigkeit getrennt, in weiter Entfernung von den Kapillaren und kann nur durch Vermittlung der mehr oder minder dicken Epithelschicht ernährt werden.

Angesichts dieser Verhältnisse haben die Zahl, die Herkunft und Anordnung der primären und sekundären (im Follikel selbst gebildeten) Eihüllen das Interesse nicht minder auf sich gezogen, wie die Art ihrer Bildung und das Verhältnis der Eizelle zum Eiepithel (Waldeyer) (die mehrfache Epithellage, welche die Eizelle umkapselt und bei der Ovulation mit ihr aus dem Follikel entleert wird).

Weiter aber ist die Frage nach der Homologie der primären Eihüllen in der Wirbeltierreihe ebenso strittig wie die Deutung ihrer Herkunft. Ich beabsichtige mit der nachstehenden Abhandlung einen Beitrag zur Klärung dieser Fragen zu geben und bediene mich der Nomenklatur, wie sie Waldeyer (5a) jüngst in sehr dankenswerter und rationeller Weise verwendet hat.

1. Das Oolemma

(Zona pellucida, Chorion, Zona radiata).

Die Frage nach dem Bau des fertigen Oolemmas, seiner Herkunft und seinem Verhalten zur Eizelle und zum Eiepithel unterlag im Laufe der Zeit nicht nur recht wechselnden Anschauungen, sondern ist trotz vieler Untersuchungen noch heute strittig.

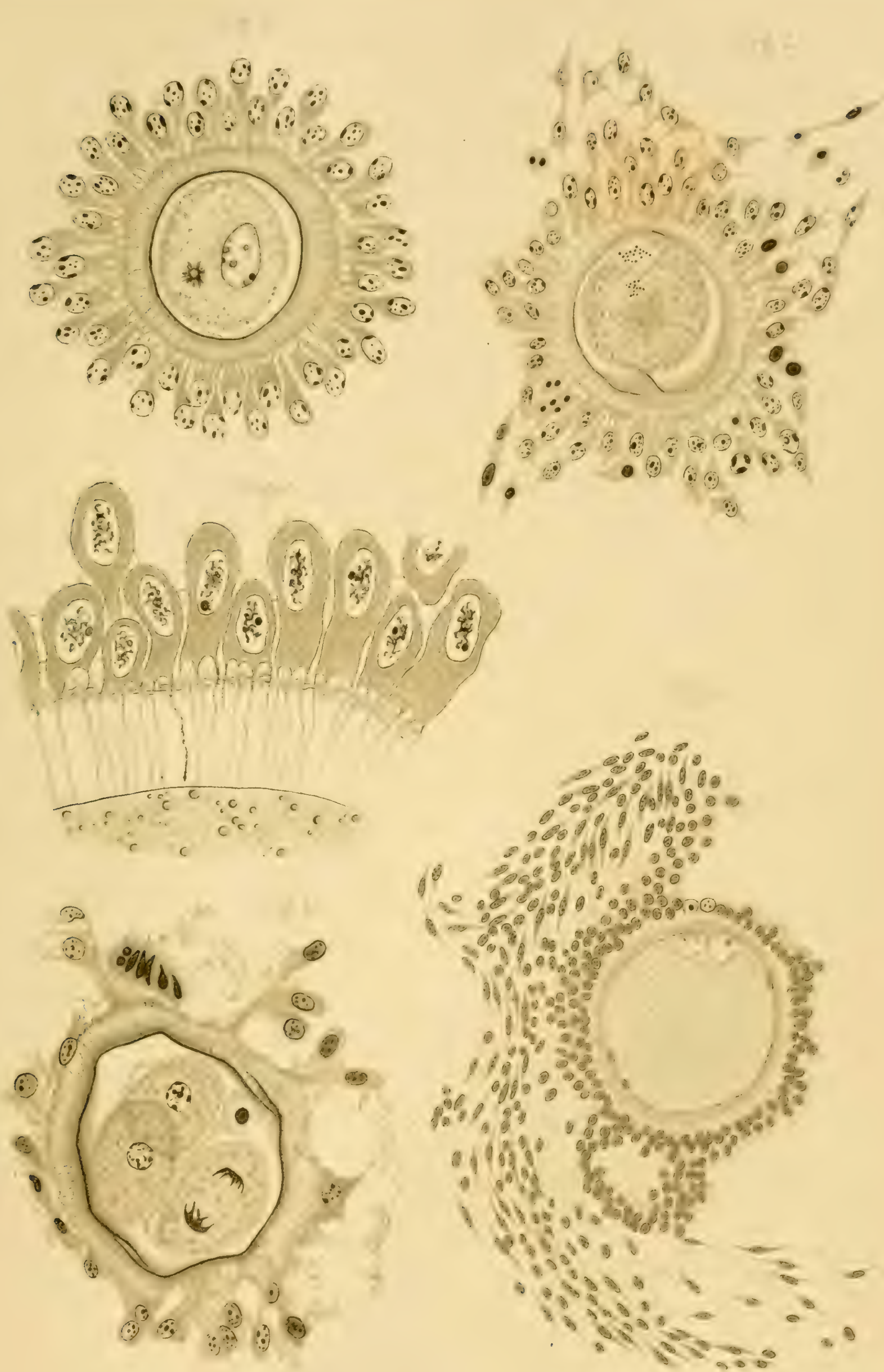
Zwar sah zuerst Remak (1) in dem Oolemma des Kaninchens eine feine radiäre Streifung, blieb aber unsicher, ob diese feinen Kanälchen oder Stäbchen entspräche. Seine Angabe wurde von Leydig (2) an der Eizelle des Maulwurfs bestätigt, während Reichert (3) die Radiärstreifung am Meerschweinchenei nicht finden konnte. Dagegen beschrieb sie Pflüger (4) an den Eizellen der Katze und erkannte richtig, dass die Streifen mit den radiär gestellten Zellen des Eiepithels zusammenhingen. Er sprach deshalb die Vermutung aus, dass wenigstens einzelne Teile des Oolemmas von den Follikelzellen (Eiepithelien) abstammen dürften. Das Oolemma besteht nach diesem Autor aus dichtgedrängten Stäbchen, die als abgeschnürte Enden der zylindrischen Fortsätze der Eiepithelien aufzufassen seien. Quincke (Zeitschr. f. wissensch. Zoologie Bd. XII, S. 485) beobachtete beim Kuhei und menschlichen Ei eine feine Radiärstreifung. Auch Waldeyer (5) fand das Oolemma des Reifeies fein radiär gestreift und gegen die Eizelle zu stets scharf abgesetzt. Bischoff (6) und Thomson (7) erkannten die radiäre Streifung des Oolemmas nicht an. Thomson betrachtete sie als Ausdruck von ihr anhaftenden Fortsätzen der Eiepithelien. Kölliker (8) trat wieder für das Vorhandensein der Streifung ein, bemerkte aber später, dass diese Radiärstreifen des Oolemmas in gewissen Fällen von Porenkanälchen herzurühren schienen. Er gibt ferner an, dass das Oolemma mitunter auch eine konzentrische Schichtung zeigt. Lindgren (9) fand das Oolemma bei reifen Eizellen nicht selten vollkommen homogen. In andern Fällen erschien die deutliche Streifung durch radiäre Kanäle bedingt, die er als die Wege betrachtete, durch welche ernährende Zellen aus dem Eiepithel in das Ei eindringen. Wagener (10) erkannte beim Maulwurf zahlreiche feine Fortsätze des »Dotters« zu den Eiepithelien. E. van Beneden (11) sah bei Fledermäusen Radiärstreifung in der innern Schichte des Oolemmas und unterschied an dem Oolemma

der Eier von Kaninchen und Fledermäusen eine äussere »conche granulée externe« und eine innere »conche radiée«. Schäfer (12) sah am entwickelten Oolemma deutliche Poren. Sie schienen von feinen Körnern erfüllt zu sein, die einerseits Dotterkörnchen ähnlich sahen, andererseits sich von der zwischen der Aussenfläche des Oolemmas und der innern Schichte des Eiepithels vorhandenen granulären Lage unterschieden. Diese Körnchen werden wahrscheinlich von den Eiepithelien produziert. Mit Waldeyer nimmt Schäfer an, dass diese Körnchen das Oolemma passieren, um der Eizelle als Nährmaterial zu dienen. An gesunden fertigen Eizellen konnte Schulin (13) niemals die Radiärstreifung erkennen. Dagegen fand er in einigen Fällen an jungen Eizellen vom Maulwurf und von der Fledermaus eine Andeutung derselben und ebenso in zwei Fällen an in Glyzerin aufbewahrten fixierten Eiern des Menschen und Schweines, die aber Degenerationserscheinungen zeigten. Da aber die Streifung undeutlich und mit starken Vergrösserungen nicht zu sehen war, hielt er sie bedingt durch feine Fältelungen. Einen wesentlichen Fortschritt bedeuteten die Angaben Flemmings (14). Er sah an Osmiumpräparaten von Eizellen des Kaninchens und der Maus mit aller Klarheit das Oolemma von stärker lichtbrechenden und doppelt kontourierten gleichdicken Fäden in ziemlich radiärer Richtung durchzogen. Das Oolemma selbst schildert er als schwächer lichtbrechende, homogene Masse. Die Richtung der Fäden ist nicht rein radiär, sondern bei manchen schräg; auch laufen sie meist geknickt und gebogen. Ihre Dicke ist nicht immer die gleiche. Sie gehen mitunter leicht verdickt aus der Eisubstanz mit leicht konischen Anfängen hervor. Nach aussen hin ist ihr Ende wenig deutlich, da sie in einen dicht verschlungenen, zwischen dem Eiepithel und dem Oolemma gelegenen Faserfilz auslaufen, in welchem einzelne noch eine Strecke weit verfolgbar sind. Innerhalb des Oolemmas erscheinen die Radiärfasern rauh, wie gekörnt, stellen-

weise mit feinsten, prominierenden Körnchen besetzt. Der Eindruck des Bildes ist nach Flemming nicht der von Porenkanälchen, sondern von kompakten Fäden, die er für geformte Interzellularstrukturen, »also Brücken, welche aus der Substanz der Eizelle in die der Eiepithelien hinüberleiten«, zu halten geneigt ist. Er fährt fort: »Wenn die Streifen der Zona, wie es mir nach meinen Osmiumpräparaten am wahrscheinlichsten aussieht, Interzellularbrücken zwischen Ei und Follikelepithelzellen darstellen, so läge die Wahrheit in der Mitte zwischen den zwei bisherigen Hauptansichten: »Stäbchen« oder »Porenkanäle«. Es wären Protoplasmaverbindungen der Eizelle mit ihren Nachbarzellen; in die Räume zwischen diesen Brücken würde sich die allmählich fester werdende hyaline Zwischenmasse der Zona ablagern; die Brücken könnten die hauptsächlichen Wege abgeben, auf denen das Ernährungsmaterial in das Ei dringt, natürlich wäre daneben Transsudation flüssiger Stoffe durch die Zona in toto nicht ausgeschlossen.«

Diese Auffassung fand im allgemeinen manche Anhänger, während andere immer noch an der Existenz der Radiärstreifung des Oolemmas zweifelten, oder sich doch ziemlich reserviert äusserten. Heape (15) sah ebenfalls, dass Radiärfasern des Eiepithels die Porenkanäle des Oolemmas durchsetzen und an der Dotterhaut einer reifenden Eizelle enden. Kölliker (8) spricht im Grundriss der Entwickelungsgeschichte nur von mehr oder weniger bestimmten Andeutungen von Porenkanälchen, die nach Flemming »möglicherweise« Fortsetzungen des Inhaltes der Eizelle enthalten. Janossik (16) hält das Oolemma für homogen und die Streifung veranlasst durch postmortale Vakuolenbildung. Nagel (17) endlich bestritt noch 1888 ausdrücklich am Oolemma der menschlichen Eizelle die Existenz der Zellenfortsätze und der Porenkanäle, während sie Caldwell (18) bei Monotremen und Marsupialiern beschrieb. Inzwischen hatte Paladino (19) angegeben, dass Interzellular-

brücken nicht nur zwischen dem Eiepithel und dem Ei, sondern auch zwischen den sämtlichen Follikelepithelien bestehen, auf deren Bedeutung für die Zirkulation des Ernährungsmateriales für die Eizelle hingewiesen und als Novum ein zwischen den Epithelien und der Eizelle gelegenes Fasernetz beschrieben. Das Oolemma wird nach diesem Autor vom Eiepithel gebildet. Die Eiepithelien sollen in der Umgebung der Eizelle zu Grunde gehen, als ihr Rest erhalte sich das interzelluläre Netz und ein Überschuss von Ernährungsmaterial, das von der Eizelle nicht verarbeitet werde. So kann an der reifen Eizelle das Oolemma mit doppelten Konturen fehlen und durch ein Netzwerk ersetzt werden, dessen Maschen in radiärer Richtung verlängert erscheinen. Die in den Maschen befindliche feinkörnige Substanz deutet Paladino als Überschuss von Nährmaterial, welches einer Verflüssigung der früher an dieser Stelle befindlichen Epithelien entstammt und nicht von der Eizelle verarbeitet wurde. Diese Substanz könne dann hyalin und stark lichtbrechend werden und damit wäre dann eine wahre Zona pellucida entstanden. Aus der Abbildung im Anat. Anz. p. 25 (20) ist von all diesen Dingen nicht viel zu ersehen. Die Arbeit von 1887 war mir nicht zugänglich. An Reifeiern erwähnt er ausser dem Oolemma noch eine »Dotterhaut«, »uno strato piu adolensato quasi una sottila membrana«, die er von der Eizelle ableitet, während er das Oolemma als eine accessorische Hülle betrachtet. Auch Retzius (21) schilderte an osmierten und mit Rosanilin gefärbten feinen Schnitten durch den Eierstock des Kaninchens, wie die Eiepithelien verzweigte Fortsätze aussendend einen Fadenfilz um die Eizelle bilden. Durch Vermehrung und Konsolidierung der Fäden entsteht nach ihm allmählich das Oolemma, in dessen äusserer Zone man noch lange isolierte knotige Stränge erkennt, zwischen denen das erwähnte Netz besteht. Am fertigen Oolemma verdichtet sich die äussere Partie und ihre Aussenfläche wird so ziemlich eben,



zeigt aber mitunter noch höckerige Erhebungen. Im übrigen werden die radiäre Streifung des Oolemmas und die von Flemming geschilderten Faserverbindungen zwischen Eizelle und Eiepithel bestätigt und es wird betont, dass sie durch das »perizonale Fasernetz« in die Fortsätze der Follikelepithelien übergehen. Retzius scheint die Arbeit von Paladino nicht gekannt zu haben, da sie von ihm nicht erwähnt wird. Im Anschluss an diese Mitteilung verwies dann Paladino (20) auf seine schon erwähnte frühere Arbeit von 1887. Nach beiden Autoren wäre also das Oolemma eine ursprünglich aus netzartig angeordneten Zellfäden des Eiepithels bestehende und durch deren Konsolidierung entstandene Bildung; weiter würde es von Radiärkommissuren, welche peripher mit dem Fadenfilz, zentral mit der Oberfläche des Eileibes zusammenhängen, durchsetzt. Über ein eventuelles Zugrundegehen von Eiepithelien und deren Zerfall in Nährsubstanz für das Ei im Sinne von Paladino äussert sich Retzius nicht. Kolossow (22) bestätigte nicht nur den Zusammenhang der Oberfläche des Eileibes mit dem Eiepithel durch Zellbrücken, sondern wies auch Zellbrücken zwischen den einzelnen Zellen des Eiepithels, zwischen diesen und den Zellen des Follikelepithels, sowie zwischen letzteren selbst nach. Er hält aber im Gegensatze zu Retzius die Zellbrücken zwischen Eizelle und Follikelepithel für etwas primäres, da schon an den jüngsten, noch von flachen Epithelien umschlossenen Primordialeiern solche Zellbrücken bestehen sollen. Das Oolemma ist nach ihm »allem Anschein nach nichts anderes als ein Rest der Follikularflüssigkeit, welche sich anfangs (in den wachsenden Follikeln) zwischen Ei und den dasselbe umschliessenden Epithelzellen ansammelt und sich infolge der allmählichen Resorption ihrer flüssigen Teile immer mehr verdichtet. Kolossow weist ferner auf das gleiche Aussehen des Oolemmas in den unreifen Follikeln mit dem Liquor folliculi in ganz reifen Follikeln hin. Beide erscheinen bei seiner

Fixierungsmethode als geronnene, feinkörnige, gelbliche Masse, die koncentrisch mit einander um die Eizelle zum Oolemma verschmelzen sollen. Den von Retzius beschriebenen Fadenfilz erwähnt Kolossow nicht. In den Abbildungen Fig. 22—24 sind nur Zellbrücken zwischen den Körpern der Eiepithelien und die Radiärfäserchen zwischen diesen und der Eizelle gezeichnet. von Ebner (23) macht mit Recht gegen Nagel geltend, dass die Bildung des Oolemmas schon einsetzt, ehe die Eizelle ihre definitive Grösse erreicht hat, so z. B. bei der Katze schon zur Zeit, wo das Epithel noch einfach und nieder ist. Das Oolemma muss also mit der Eizelle an Umfang zunehmen und wächst nicht nur in die Dicke, sondern auch in der Flächenausdehnung. Bezüglich der Art der Oolemmabildung steht von Ebner auf Seite Paladinos und Retzius', wenigstens lässt er das Oolemma aus feinen fadenartigen Fortsätzen des Eiepithels, die sich mit der Oberfläche der Eizelle verbinden, durchsetzt sein. Seine Abbildung 1211, p. 519 weicht allerdings in manchen Punkten nicht unwesentlich von den Figuren von Retzius ab.

Tatsächlich ist die ganze Frage wieder sehr ins Schwanken gekommen und die Meinungen divergieren beträchtlich. Kölliker, Waldeyer, Flemming, Paladino, Retzius, Nagel, Crety u. a. betrachten das Oolemma als Abscheidung des Eiepithels, dagegen behauptete van Beneden (1880) im Gegensatz zu seiner früheren, in demselben Jahre geäusserten Anschauung, dass das Oolemma von der Eizelle gebildet werde. Dieser Anschauung schlossen sich in neuerer Zeit Kölliker (24) (1898) und Sobotta (25) an. van Beneden stützt seine Behauptung auf Beobachtung in mehreiigen Follikeln im Ovarium der Fledermaus. Er sah dass Eizellen mit Oolemma sich direkt ohne dazwischenliegendes Epithel berühren und schliesst daraus auf eine Bildung des Oolemmas in Abwesenheit von Eiepithelien von seiten der Eizelle. Kölliker betont, dass die

Eizellen schon in Eiballen, noch ohne vom Eiepithel umhüllt zu sein, von einer deutlichen Membran umschlossen seien, die er als erste Anlage des Oolemmas deutet. Auch Waldeyer (1) ist neuestens geneigt (1903), das Oolemma als Ausscheidung der Eizelle zu betrachten. Jedenfalls hält er die Bildung des Oolemma vom Ei resp. vom Follikelepithel für keineswegs feststehend (Handb. d. Entwicklungsgesch. v. O. Hertwig, B. XI, p. 324. 1903). von Ebner hält den scharfen Kontur um die Primordialeier aber nicht für das eigentliche Oolemma, sondern für die dichte Dotterrinde. Besser ist es als das verdichtete Exoplasma der in Wahrheit ja noch dotterlosen Eizelle zu bezeichnen. Auch äussert von Ebner seine Bedenken gegen van Benedens Auffassung der Oolemmabildung in mehreiigen Follikeln. Denn es ist sehr wohl möglich, dass in mehreiigen Follikeln ursprünglich ringsum von Epithel bedeckte Eizellen nachträglich nach teilweiser Epitheldegeneration oder nach gegenseitiger Verschiebung sich mit der Aussenfläche ihres Oolemmas berühren können. Auch von Ebner sah die erste Anlage des Oolemmas in Gestalt netzartiger Fasern an den der Eizelle zugekehrten Enden des bereits deutlichen Follikelepithels, aber nicht im ganzen Umfange der Eizelle gleichmäfsig ausgebildet. Die Fortsätze der Eiepithelien setzen sich bald mit dem Exoplasma der Eizelle in Verbindung, das eine Art Dotterhaut (Eimembran) darstellt, die, wie es ihm unter Hinweis auf die Fig. 1211, p. 519 wahrscheinlich ist, wohl mit in das Oolemma einbezogen wird. Eine ähnliche Abbildung gibt auch Heape vom Maulwurf (s. Minot, Fig. 71, p. 101), in welcher die Fortsätze des Epithels mit einer einwärts scharf begrenzten Dotterhaut zusammenhängen. Kolossow hält das Oolemma für einen Teil der Follikelflüssigkeit, welche anfangs in den wachsenden Follikeln sich zwischen Eiepithel und Eizelle ansammelt und allmählich infolge von Resorption ihrer flüssigen Teile sich immer mehr verdichten soll. Er erschliesst das daraus, dass das Oolemma

und die Follikelflüssigkeit bei seiner Behandlung (Osmiumsäure, Eisessig, Salpetersäure und Kalinitricumgemisch) in ganz reifen Follikeln dasselbe Aussehen zeigen, nämlich das einer geronnenen, feinkörnigen, gelblich gefärbten Masse; diese soll im wachsenden Follikel zunächst in unmittelbarer Nachbarschaft des Epithels verdichtet werden und mit neuen, von aussen aufgelagerten konzentrischen Verdichtungsschichten verschmelzen. So entstehe schliesslich an den ganz reifen Follikeln ein fast homogenes, mehr oder minder intensiv graulich-gelb gefärbtes Oolemma, welches durch feine radiäre Kanälchen, entsprechend den protoplasmatischen Verbindungsfäden zwischen Eiepithel und Eizelle, durchbohrt ist.

Es ist bekannt, dass das Oolemma in Säuregemischen sich löst. An solchen Präparaten sind dann nur die Plasmabrücken zwischen Eizelle und Eiepithel vorhanden. Die innerste Schichte des Oolemmas ist, darüber sind alle Autoren, die sich auf eigene Untersuchungen stützen, einig, am festesten und resistentesten und schwersten, z. B. in Säuren, löslich. Diese Tatsache erklärt wohl, wie ebenfalls schon von Ebner richtig bemerkt, die Meinung von Paladino und Crety (30), welche das Oolemma als Nährmaterial für die Eizelle betrachten, das sich je nach Verbrauch als dickere oder dünnere Schicht um das Ei ansammele. Sie haben eben mit säurehaltigen Fixationsmitteln das Oolemma bis auf die Zellfäden aufgelöst und konnten es daher in Schnitten nicht mehr oder nur teilweise sehen. Dass das Oolemma aber intra vitam nicht flüssig ist, ergibt sich, wenn man es an einer frisch isolierten Eizelle durch Quetschen unter dem Objektträger zu zersprengen versucht.

In gewisser Hinsicht hängt mit der Frage nach der Herkunft des Oolemmas, ob von seiten der Eizelle oder von seiten des Follikel- resp. des Eiepithels, die Frage nach dem Vorhandensein und dem ersten Auftreten des perivitellinen Raumes zusammen. So leugnet Nagel (17) die Zellkommissuren zwischen

Eizelle und Eiepithel in Hinblick auf die von ihm angenommene Beweglichkeit der fertigen Eizelle innerhalb des Oolemmas und in Hinblick auf den zwischen der Eioberfläche und der Innenfläche des Oolemmas bestehenden »perivitellinen Raum«, in welchem solche Zellkommissuren nicht zu finden seien. Nagel erschliesst die Beweglichkeit der Eizelle im Oolemma aus dem am isolierten frischen Ei stets oberflächlich gelegenen Keimbläschen. Hiergegen erheben aber, wie mir scheint mit Recht, von Ebner und Waldeyer den Einwand, dass sich diese oberflächliche Lage des Keimbläschens ebensogut durch das Aufsteigen des spezifisch leichteren Keimbläschens in dem bekanntlich sehr wasserreichen Ooplasma erklären lässt, ohne dass sich die Eizelle zu drehen braucht. von Ebner hält den »perivitellinen Raum« Nagels für eine bei wechselnder Einstellung bald an der Innenseite des Oolemmas sichtbare, bald wieder verschwindende, scheinbar Eizelle und Oolemma trennende Lichtlinie, also für eine rein optische Erscheinung infolge der sphärischen Krümmung des Oolemmas. Auf diese Erscheinung hat schon früher Flemming mit derselben Erklärung hingewiesen, und Retzius deutet sie ebenso. In der Abbildung, welche Nagel in Fig. 37, p. 58 im Handb. d. Anat. von K. v. Bardeleben, II, Abt. I von dem fertigen Eierstocksei eines menschlichen Weibes giebt, entspricht die als perivitelliner Spaltraum bezeichnete helle Zone auch unverkennbar dem von v. Ebner und Flemming beschriebenen Phänomen, es sei denn, dass Nagel die innere, von ihm aber nicht bezeichnete scharfe Grenzlinie dieser Zone als Dotterhaut auffasst. Eine solche wird aber im Text nicht erwähnt. Meiner Auffassung nach ist der perivitelline Raum in Fig. 37 einwärts von diesem scharfen Kontur zu suchen, wo ihn Nagel auch in den Figuren 10 und 12 (1888) richtig bezeichnet. Die Angaben Nagels, dass von dem Augenblick der Anlage des Oolemmas auch ein perivitelliner Raum vorhanden ist, ist nach meiner Beobachtung an

frischen wie auch an gutfixierten Präparaten von Säugetiereierstöcken, die ich in der Sammlung des Herrn Prof. Bonnet durchsah, nicht richtig. Eizelle und Oolemma berühren sich vielmehr, wie jeder gute Äquatorialschnitt zeigt, auf das innigste, und der perivitelline Raum besteht nur als virtuelle Spalte zwischen beiden. Anders liegen die Verhältnisse, wie ich weiter unten zeigen werde, wenn die fertige Eizelle zu reifen beginnt. Auch an minder gut fixierten Präparaten noch unfertiger und fertiger Eizellen findet man nicht selten durch Schrumpfung des Ooplasmas eine wechselnd weite, einen perivitellinen Raum vortäuschende Spalte.

Das Bestehen einer Mikropyle im Oolemma des Säugetiereies ist von Barry (26), Meissner, Keber (27), Pflüger, Holl (28) u. a. behauptet, von allen übrigen Autoren aber bestritten worden.

In den histologischen und embryologischen Lehr- und Handbüchern wurden all diese noch immer strittigen Fragen entweder nicht weiter berücksichtigt oder von dem einen oder anderen Standpunkte aus meist sehr kurz erledigt.

Meine eigenen Untersuchungen erstrecken sich auf frische in Jodserum oder Follikelflüssigkeit untersuchte fertige Eizellen der Stute, der Kuh, des Schafes, des Schweines, der Hündin, der Katze und des Kaninchens, ferner auf die Eizellen in fixierten Ovarien von denselben Tieren, die mir Herr Prof. Bonnet aus seiner Sammlung gütigst zur Verfügung stellte. Als Fixationsflüssigkeiten wurden benutzt: Müllersche Flüssigkeit, doppelchromsaures Kali, Kleinenbergsche Pikrinschwefelsäure, 4% Salpetersäure, Sublimat, sowie Flemmingsche und Zenkersche Lösung. Tingiert waren die Schnitte in Boraxkarmin, Norris und Sheakespeare, verschiedenen Haematoxylin-Eosinlösungen, Pikrokarmin, vor allem aber in Haemalaun und elektiv in ganz dünner Eosin- oder Rubinlösung.

Ich gebe zuerst meine das Oolemma frischer Eizellen betreffenden Beobachtungen.

Zunächst konnte ich die Angabe der meisten Autoren bestätigen, dass man an dem ziemlich festen und elastischen Oolemma der frischen fertigen Eizelle die radiäre Streifung entweder garnicht oder nur ganz andeutungsweise zu sehen bekommt. Wenn wir aber nur das in frischen Präparaten Erkennbare als tatsächlich vorhanden anerkennen wollten, dann sähe es mit unserm histologischen Wissen schlecht aus. Ich erinnere nur an all das, was zuerst durch Färbung fixierter Präparate oder mit Reagentien nachgewiesen und nachträglich auch an frischen Präparaten erkannt wurde. Die Unsichtbarkeit oder die Undeutlichkeit der Radiärstreifung am frischen Oolemma ist meines Erachtens durch die Quellungsfähigkeit des Oolemmas und weiter durch die Unmöglichkeit scharfen Einstellens auf den optischen Querschnitt eines sphärischen Körpers bedingt. Dagegen erheben Schnitte durch gut (namentlich in Zenkerscher Lösung) fixierte Präparate die Existenz der Radiärstreifung des Oolemmas über jeden Zweifel. Freilich ist dieselbe auch nicht an allen Präparaten mit gleich grosser Deutlichkeit, doch meist an Medianschnitten, namentlich durch fertige Eizellen des Kaninchens und Igels, zu sehen. Auch bei Hund und Katze sah ich dieselbe einigemale sehr schön, und zwar, wie ich ausdrücklich bemerke, an vollkommen normalen, auch in normalen Follikeln liegenden Eizellen.

Ich wende mich zur Schilderung dieser Verhältnisse beim Igel, dessen Eizellen recht instruktive Einblicke gewähren trotz ihrer Kleinheit bei einem Mittelmafse von 0,0550 mm. Die Präparate entstammen einem am 15. Juli v. J. gefangenen Igelweibchen, das, wie die sich furchenden Keime im ovarialen Drittel der Eileiter bewiesen, vor kurzem belegt worden war. Fixierung in Zenkerscher Lösung; Schnittdicke 8 μ; elective Färbung auf dem Objektträger mit Haemalaun und Rubin. Die

verwendeten Serien sind von dem früheren Assistenten am hiesigen anatomischen Institut Herrn Dr. Dragendorff angefertigt worden.

Ich schildere zuerst fertige, reifende, noch in völlig normalen Follikeln liegende Eizellen.

Die fertigen Eizellen des Igels mit zentralem Keimbläschen liegen nicht in einem Cumulus ovigerus wie z. B. beim Menschen, Hunde, bei der Katze u. a., sondern das Ei-Epithel hängt wie beim Kaninchen durch Retinacula, welche die Follikelflüssigkeit durchsetzen, mit dem Follikelepithel zusammen. Das ganze Follikelepithel scheint mehr oder weniger gelockert. Die Zellen liegen mit Ausnahme der peripheren, der Basalhaut der Follikelwand aufliegenden Schichte, nicht ganz dicht aneinander wie sonst, sondern sind durch schmale, helle Spältchen getrennt, in welchen man mitunter deutliche Interzellularbrücken zwischen den Zellen bemerkt. Ich kann also die diesbezüglichen Angaben von Kolossow bestätigen. Im Follikel und Eiepithel finden sich ziemlich reichliche Mitosen, oft bis zu sechs in einem Schnitt. Am deutlichsten sind die Interzellularbrücken zwischen den Zellen des Eiepithels. Dieses besteht aus alternierend radiär gestellten kürzeren mehr rundlichen oder kubischen und längeren, etwa rettig- oder keulenförmigen Zellen (Fig. 1) mit endständig in den dicken Zellenden gelegenen Kernen. Die radiäre Anordnung des Eiepithels ist sehr deutlich. Interzellularbrücken sind nicht nur zwischen den dicken Zellkörpern, sondern auch zwischen deren verjüngten einfachen oder gegabelten, nach dem Oolemma zu gerichteten Ausläufern (Keulenzellen) und den mehrfachen Ausläufern der mehr prismatischen kleineren Zellen zu sehen. Auch in diesen Zellen findet man, wie bekannt, nicht selten Mitosen. Am Oolemma selbst kann man eine Pars spongiosa, eine Pars radiata und die homogene innerste Schichte unterscheiden.

Die Pars spongiosa besteht aus einem sehr dichten Filzwerk äusserst feiner, aus den Ausläufern des Epithels gebildeter,

durcheinandergeflochtener Fäserchen, ähnlich wie dies Retzius in den Figuren 3, 6, 7, 14 zum Teil von jüngeren, noch unfertigen Eizellen des Kaninchens abbildet. Retzius nennt diese Schicht »perizonale Netzfaserschicht«. Diese Schichte entspricht ihrer Lagerung nach der »conche granulée externe« van Benedens. Aber van Beneden leugnet deren Zusammenhang dieser Schichte mit den fadenförmigen Zellenausläufern des Eiepithels.

In den Präparaten vom Igel ist die spongiöse Schicht mitunter nur als dünne, nach aussen und innen leicht gezackte und mit den Zellausläufern des Eiepithels zusammenhängende Schichte von etwas dunklerer Färbung als die Pars radiata zu erkennen. Ihr spongiöser Bau ist dagegen auch bei stärksten Vergrösserungen nicht immer deutlich. Aber neben solchen Präparaten, an denen man die spongiöse Schichte nicht erkennen kann (Fig. 1), findet man auch solche, welche sie mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit zeigen (Fig. 2). Diese Figur ist nach einer Eizelle gezeichnet, welche eine Polocyte im Follikel abgeschnürt hat. Das Follikelepithel ist sehr gelockert, teilweise schon in Destruktion begriffen. Die Pars spongiosa ist ausserordentlich deutlich, ebenso teilweise die Pars radiata und die homogene Schichte; von einer Eimembran ist nichts zu sehen; das Oolemma ist unten durch den Schnitt eingerissen; in der Polocyte und in dem Keimbläschenrest sieht man sehr deutliche, punktförmige Chromosomen.

Fertige Eizellen des Kaninchens, des Hundes und der Katze zeigen die spongiöse Schichte meist sehr klar als einen aus feinsten Ausläufern der Eiepithelien bestehenden Filz. Ich kann also die von Retzius für das Kaninchen gegebene Schilderung nach eigener Erfahrung bestätigen (Fig. 3). Auch an Tangentialschnitten, welche grössere Strecken der spongiösen Schichte getroffen haben, ist ihr Faserwerk als feiner Filz oft sehr schön, wie z. B. bei der Hündin, zu sehen. Im Gegensatze zu Retzius

ist diese Formation als die äusserste Schichte des Oolemmas selbst zu betrachten, weil sie mit diesem auf das innigste zusammenhängend, keine Spur einer Trennung oder Abgrenzung von ihm erkennen lässt. Ist sie von diesem durch eine grössere oder kleinere Spalte geschieden, wie man das mitunter findet, so sind ihre in das Oolemma eintretenden feinen Fäserchen abgerissen. Am deutlichsten sieht man diese Schichte und ihre spongiöse Struktur sowie den Zusammenhang ihres Faserfilzes mit den Ausläufern der Eiepithelien an sehr dünnen mit Haematoxylin gefärbten Schnitten durch Osmiumpräparate vom Kaninchen oder von der Katze oder an mit Kleinenbergscher Pikrinschwefelsäure fixierten Präparaten von Kaninchen (siehe weiter unten). Stets besteht sie aus einem Filz sich koncentrisch durchflechtender feinster Fäserchen, die aus den Ausläufern der Eiepithelien hervorgehen, welche sich oolemmawärts verdichten und meist allmählich ohne scharfe Grenze in diesem aufgehen.

Die Pars radiata ist die dickste Schichte des Oolemmas zwischen der spongiösen und homogenen Schichte und wird von mir wegen der sie durchsetzenden radiären Zellausläufer des Eiepithels so genannt. In den Fig. 1 und 2 ist dieses Verhalten vom Igel in Fig. 3 vom Kaninchen abgebildet. Meine Befunde decken sich im wesentlichen mit den schon von den oben angeführten Autoren, speziell Flemming, Paladino, Retzius, von Ebner u. a. angegebenen. Ein Teil der nicht zur Bildung der spongiösen Schichte verbrauchten Zellausläufer des Eiepithels lässt sich aus dieser in Form von Radiärfasern beim Igel bis an die homogene Schicht verfolgen. Diese Fasern liegen in ziemlich gleichen Abständen, verlaufen gerade oder nur ganz schwach geschlängelt und verleihen dem Oolemma die mehrfach beschriebene, feine und charakteristische Radiärstreifung. Teilungen und Verbindungen der Radiärfasern untereinander treten hierbei nicht ein. Wenigstens habe ich solche mit Sicherheit niemals wahrnehmen können.

In den Präparaten vom Igel erscheinen die Radiärfasern ganz glatt und enden in der homogenen Schicht, ohne die Oberfläche der fertigen Eizelle zu erreichen. Die homogene Schicht ist, wie ihr Name sagt, am Reifei vollkommen homogen und durch einen eigentümlichen Glanz ausgezeichnet. Die Dicke der homogenen Schicht beträgt nur etwa ein Fünftel oder Sechstel der Pars radiata. Ihre periphere Grenze gegen diese ist nicht scharf, wohl aber ihre innere, der Eizelle oder, wenn ein solcher vorhanden ist, dem hypolemmalen Raum zugekehrte Grenze, die sich oft in Gestalt eines äusserst scharfen dunkleren Konturs absetzt. Sie ist in den Präparaten vom Igel dunkler als die Radiärschicht gefärbt, doch verliert sich diese dunklere Tinktion peripher.

Auf die Frage, ob das ganze Oolemma mit Einschluss der kompakten Schichte nur aus einem verdichteten Teil des peripher noch lockerer angeordneten Faserfilzes der spongiösen Lage oder aber noch aus zerfallenden Epithelien, die als Nährsubstanz für die Eizelle zu betrachten sind (Paladino), oder aus verdichtetem Liquor folliculi besteht, will ich erst bei Diskussion der Frage eingehen, ob das Oolemma oogen oder als Bildung des Follikelepithels betrachtet werden muss.

An fertigen, der Reife nahen oder reifenden Eizellen besteht, wie ich mich wiederholt überzeugen konnte, beim Igel kein Zusammenhang zwischen den Radiärfasern und der Eioberfläche. Niemals sieht man die Radiärfasern den anreifenden Eizellen stets vorhandenen hypolemmalen Raum durchsetzen. Ich nenne denselben nicht wie bisher üblich »perivitellinen Raum«, denn er liegt nicht in der Peripherie des Dotters, dessen Elemente ja von dem dotterfreien Exoplasma der Eizelle umschlossen werden, sondern zwischen dem Exoplasma der Eizelle und der Innenfläche des Oolemmas. Der hypolemmale Raum bildet sich erst, wenn die fertige Eizelle der Reife nahe ist, beziehungsweise wenn diese einsetzt. Zwar sieht man sehr häufig auch an

fertigen oder selbst noch in Primordialfollikeln liegenden Eizellen eine grössere oder kleinere hypolemmale Spalte, aber genaue Untersuchung und der Vergleich mit tadellos fixierten Präparaten zeigt dann stets, dass sich das Ooplasma infolge der technischen Manipulationen retrahiert hat. Die Konturen der Eizelle sind dann niemals so scharf und glatt wie bei reifenden Eiern, sondern mehr oder weniger gezackt oder verwaschen und unregelmäfsig. Auch ist der hypolemmale Raum in solchen Fällen sehr wechselnd weit. Nach den Ergebnissen meiner Untersuchungen liegt die Oberfläche der Eizelle der Innenfläche des Oolemmas bis zur Bildung des hypolemmalen Raumes der in die Reife eintretenden, fertigen Eizelle dicht an, jedoch ohne mit dem Oolemma zusammen zu hängen. Der hypolemmale Raum ist gleichsam nur virtuell vorhanden. Seine Bildung geschieht, soviel sich ermitteln lässt, unter Austreten von Flüssigkeit aus der sich retrahierenden Eizelle unter Abhebung der »Dotterhaut« (Eimembran), von welcher gleich weiter die Rede sein soll.

2. Die Eimembran.

Das Vorhandensein einer das Exoplasma der Eizelle umschliessenden »Dotterhaut« (Eimembran) wird im Gegensatz zu Reichert, Pflüger, Barry, R. Wagener, C. Krause, Heape u. a. noch neuestens vielfach und von einer grossen Anzahl von Autoren entweder bestritten oder doch nicht als erwiesen betrachtet.

van Beneden beschrieb ihre Bildung beim Kaninchen in dem Augenblick, wo sich das Ooplasma zurückzuziehen beginnt und schildert sie als feine, von der Rindenschichte des Dotters gebildete »wahre Dotterhaut«. Sie ist vollkommen unabhängig vom Oolemma, und van Beneden konnte sie nach Eröffnung des Oolemmas am Ovarialei mit »schwindendem Keimbläschen« beim Kaninchen sowohl wie bei Fledermäusen

(Contrib. de la connaissance de l'ovaire des mammifères 1880, p. 517) isolieren. Er glaubt, dass sich diese Eimembran ganz am Ende der Reifeperiode bildet und hat sie wie Sobotta (Maus) auch an sich furchenden Keimen gesehen. Sicher erscheint sie vor der Befruchtung; aber niemals war sie an Eierstockseiern, ehe sich das Ooplasma vom Oolemma zu trennen begann, zu isolieren.

Dass die Kontraktion des Ooplasmas, Auspressung der hypolemmalen Flüssigkeit und die Abschnürung der Polocyten die Suite der mehr oder weniger zusammenfallenden Reifeerscheinungen bildet, wird allgemein anerkannt, aber die Existenz oder Neubildung einer Eimembran wird vielfach neuestens wieder bestritten.

Nach Abschnürung der Polzellen umkapselt nach van Beneden die Eimembran auch die Polocyten und liegt in dem hypolemmalen Raum zwischen Reifei und Oolemma.

von Ebner spricht sich neuerdings gegen das Vorhandensein einer Eimembran aus — »doch scheint mir«, sagt er, »nach Beobachtungen an Eiern von Katzen, deren eigentliche Zonensubstanz durch Osmiumsäuregemische (Flemming, Hermann) völlig gelöst schien, während die Protoplasmafortsätze der Eiepithelzellen ungemein deutlich hervortreten, dass die Fortsätze der Eiepithelzellen an der Dotteroberfläche ein dichtes Netz von Fäden herstellen, welche mit dem Dotter in innigster Berührung sind, stellenweise aber an solchen Präparaten wie ein zusammenhängendes Häutchen sich vom Dotter abheben.« Ähnliches bildet Retzius vom Kaninchen (s. die Fig. 1211, p. 519 bei von Ebner) von einer ein exzentrisches Keimbläschen enthaltenden, also der Reife entgegengehenden Eizelle ab.

Ich selbst habe mich an Präparaten vom Igel nicht nur einmal, sondern mehrfach von dem Vorhandensein einer Eimembran überzeugen können. Man findet eine solche sowohl an reifenden oder fertigen Eizellen als auch an Ovogonien von

definitiver Grösse, deren Ooplasma sich etwas zurückgezogen hatte, auch schon in Primordialfollikeln. Hierzu gehören einmal gut fixierte und gefärbte Präparate, ein gutes Instrument und gute, am besten künstliche Beleuchtung; auch muss die Schnittführung günstig sein, denn Tangentialschnitte geben keine klaren Bilder. In Fig. 1 sieht man eine äusserst zarte, aber scharf konturierte, ziemlich durchsichtige Eimembran von der Eizelle abgehoben den hypolemmalen Raum durchsetzen. Sie ist auf 4 Folgeschnitten der Serie vollkommen deutlich. Ihre äussere und innere Oberfläche ist von einer geringen Faltung abgesehen glatt, und ein Zusammenhang der letzteren mit den Radiärfasern des Eiepithels besteht nicht. Auch an reifenden Oocyten des Igels mit abgeschnürter Polocyte sah ich sie mehrfach und ebenso an sich furchenden Keimen.

Mit dem Nachweis einer Eimembran beim Igel und nach den Befunden van Benedens bei Kaninchen und Fledermäusen und Heapes beim Maulwurf darf deren Vorkommen bei Säugetieren wohl als bewiesen angenommen werden.

Es entsteht nun die Frage: wann und wie wird diese Eimembran, die ich, wie ihr Name sagt, wie die auf Seite 464 zitirten Autoren auf das Ooplasma zurückführe, gebildet? Da ist zunächst zu erwähnen, dass man mitunter Andeutungen einer äusserst zarten, nur bei künstlicher Beleuchtung sichtbaren Eimembran beim Igel auch schon an Ovogonien sieht, die ihre definitive Grösse erreicht haben, aber noch in nicht vollkommen ausgewachsenen Follikeln liegen, in welchen die Liquorbildung eben beginnt. Am geeignetsten sind hierzu solche Ovogonien, deren Ooplasma etwas geschrumpft ist. Man sieht da einen eben noch wahrnehmbaren äusserst feinen Kontur das Ooplasma umhüllen, der von der Oolemmainnenfläche durch eine wechselnd weite, aber meist recht schmale Spalte getrennt ist. Mit der Aussenfläche dieser äusserst feinen Membran können die radiären Ausläufer des Eiepithels da und

dort deutlich zusammenhängen, an anderen Stellen sind sie von derselben wohl durch den mechanischen Insult des Schneidens gelöst. Es besteht also der von einer ganzen Reihe von Autoren angegebene Zusammenhang der Radiärfasern des Eiepithels mit der Eizelle vor dem Eintritt der Eizelle in die Reifeperiode. In weiter zurückliegenden Entwicklungsstadien habe ich weder Spuren einer Eimembran noch des Zusammenhangs der Radiärfasern, soweit da solche überhaupt nachweisbar sind, mit dem Ooplasma beim Igel finden können. Es lässt sich somit der Zeitpunkt, wann die Radiärfasern auftreten und sich mit der Eizelle verbinden, ebensowenig mit Sicherheit angeben, als der der Bildung der Eimembran.

Die ganze Frage liegt bei nährerer Überlegung überhaupt recht verwickelt.

Die Urgeschlechtszellen und Ovogonien werden meist wie alle Epithelien als membranhaltige Zellen beschrieben. Ob es sich um eine wirkliche Membran und nicht etwa eine Crusta handelt, wird nicht ganz leicht zu entscheiden sein und bedarf noch näherer Untersuchung. Auch bleibt es eine offene Frage, inwieweit vielleicht die spätere Eimembran dieser »Membran« oder einer »Crusta« der Urgeschlechtszellen entspricht. Ebenso bleibt durch weitere Untersuchungen festzustellen, ob, wie Kolossow will, von Anfang an Ureier und Keimepithel durch Zellkommissuren zusammenhängen, was gegen eine eigentliche Membran spräche, oder ob sich diese Kommissuren erst im Ovarium zwischen den Ovogonien und dem Eiepithel und zwischen diesem und dem Follikelepithel ausbilden. Unmöglich ist das Bestehen solcher primärer Zellkommissuren nicht, doch habe ich hierfür keine sicher beweisenden Befunde zu verzeichnen. von Ebner gibt an, dass bei menschlichen Eizellen von 0,06—0,08 die Bildung des Oolemmas sich dadurch einleite, dass die dem Ei dicht anliegenden Epithelzellen zarte, fadenartige Fortsätze bilden, die sich mit der Eizelle verbinden und

in ihrer Gesamtheit bei mittlerer Vergrösserung wie ein feiner Kutikularsaum erscheinen. Dass aber an Ovogonien in Blasenfollikeln dieser Zusammenhang zwischen Eiepithel und Exoplasma der fertigen Eizelle besteht, beweisen die schon zitierten Angaben der Autoren und meine eigenen Befunde namentlich an Eizellen vom Kaninchen. Es wurden kleine Scheibchen des einen Eierstockes eines Kaninchens in Kleinenbergscher Pikrinschwefelsäure, von dem andern in Zenkerscher Lösung oder Sublimat fixiert und dann in 5—8 μ dünne Schnitte zerlegt und tingiert. An den mit Zenkerscher Lösung und Sublimat fixierten Präparaten war das Oolemma der fertigen in Blasenfollikeln gelegenen Eizellen, die ich hier allein berücksichtige, erhalten, und die radiären Zellausläufer des Eiepithels waren mehr oder weniger deutlich.

An den mit Kleinenbergscher Lösung fixierten Präparaten dagegen war mehrfach das Oolemma durch die Säure mehr oder weniger aufgelöst, und es ergaben sich sehr klare Bilder. Man sah neben der spongiösen Schichte die Radiärfasern des Eiepithels sehr deutlich mit der Oberfläche der Eizelle zusammenhängen, etwa in der Art wie es Retzius in Fig. 14 oder Flemming in Fig. 17, Taf. I abbildet. Ein eigentlicher scharfbegrenzter Exoplasmakontur oder eine Spur einer Eimembran, wie ihn von Ebner in Fig. 1211 von der Katze abbildet, war dabei nicht zu sehen. Ich habe beim Kaninchen überhaupt niemals eine über allen Zweifel erhabene Eimembran zu Gesicht bekommen. Darauf kommt es auch zunächst nicht an, sondern auf den von mehreren Autoren schon geführten und von mir bestätigten Nachweis, dass an fertigen Eiern ein von einzelnen Autoren, z. B. von Nagel u. a., noch immer geleugneter Zusammenhang zwischen den Radiärfasern des Eiepithels und der Eizelle tatsächlich, wenn auch vielleicht nur temporär besteht. Vergleicht man diesen Befund mit den an der Reife nahen Eizellen oder an Reifeiern des Igels erhaltenen Befunden, nach

denen ein solcher Zusammenhang nicht mehr besteht, so wird der Schluss erlaubt sein, dass diese entweder schon primär bestehenden oder sekundär sich bildenden Kommissuren zwischen Eizelle und Eiepithelien bei der Reife sich wieder lösen und dass damit die reifende Eizelle unter Ausbildung des hypolemmalen Raumes und der Eimembran frei und ohne weitern Zusammenhang mit dem Eiepithel in dem Oolemma liegt.

Den Zellkommissuren zwischen Eizelle und Eiepithel ist schon von verschiedenen Autoren mit Recht ernährende Funktion zuerkannt worden. Die Kommissuren der Follikelepithelien leiten die Ernährungsstoffe durch den soliden Epithelmantel des Primärfollikels zu der nach Bildung des Blasenfollikels von den auf der Aussenseite der Theca folliculi verlaufenden Blutgefässen getrennten Eizelle.

Solange diese Zellkommissuren bestehen, bildet also die Eizelle mit dem Eiepithel und dieses mit dem Follikelepithel ein Syncytium.

Die Untersuchungen von His und von Bonnet (30) haben ergeben, dass solche Syncytien überall da auftreten, wo es sich um eine möglichst gute Ernährung von gefässarmen oder gefässlosen Zellverbänden handelt und weiter, dass Syncytien je nach Bedarf gebildet und wieder gelöst werden können. Wie man sieht, treffen diese Voraussetzungen auch für das in einem Epithelmantel von wechselnder Dicke gelegene und räumlich weit von den auf der Aussenfläche der Theca folliculi verlaufenden Blutgefässen gelegene Eierstocksei vollkommen zu. Dass die Eizelle vom Stadium der Ovogonie bis zum Reifei beträchtlich wächst, bis sie ihre definitive und typische Grösse erreicht hat, ist bekannt. Ebenso, dass auch die Eierstockseier der Säugetiere wechselnde und z. T. — ich erinnere nur an die der Fleischfresser und des Menschen — recht bedeutende Massen von Dotterelementen in sich aufspeichern können. Dies alles aber

erscheint im Hinblick auf die eigenartigen Ernährungsverhältnisse der Eizellen nur möglich durch die Ausbildung des geschilderten Syncytiums, wie es durch die Zellkommissuren speziell zwischen Eiepithel und Eizelle und weiter zwischen Eiepithel und Follikelepithel gegeben ist. Ist die Eizelle fertig, so ist die Phase der Ernährung im Ovar mit der eingetretenen Reife, der Lösung der Zellkommissuren, der Bildung des hypolemmalen Raumes und der Bildung der Eimembran in der geschilderten Weise beendet. Die Polzellen werden gebildet und heben wahrscheinlich — an den Präparaten vom Igel liess sich das mit absoluter Sicherheit nicht feststellen — die Eimembran ab. Sicher aber liess sich an bereits sich furchenden Keimen aus dem ovarialen Drittel des Eileiters feststellen, dass die Blastomeren von einer äusserst zarten, z. T. von ihrer Oberfläche abgehobenen Hülle umgeben waren.

Ich benutze zur Schilderung dieser Verhältnisse einen in Fig. 4 abgebildeten Schnitt. Die Fig. 4 zeigt bei ca. 750facher Vergrösserung folgendes: Das Epithel ist zum grössten Teil von dem Oolemma abgefallen und soweit es noch mit diesem restweise zusammenhängt, gequollen und in Auflösung begriffen. Einzelne Zellen sind auch zu symplasmatischen Klumpen (am obern Pole der Figur) zusammengebacken. Die spongiöse Schichte des Oolemmas ist, wie das ganze Oolemma gequollen, undeutlich, aber da und dort — so z. B. rechts und unten — noch andeutungsweise erkennbar. Das Spermovium (das befruchtete Ei) ist in drei Blastomeren zerlegt, nämlich in 2 ruhende, während deren unterste zwei Tochtersterne zeigt. Dies beweist, dass sich die Blastomeren bei Säugetieren nicht, wie noch vielfach in Lehrbüchern zu lesen, gleichzeitig teilen. Die Teilung schreitet also nicht in der Progression 2, 4, 8, 16, 32 etc. fort, sondern liefert eine regellose Anzahl von Blastomeren. Zwischen den zwei ruhenden und der in Teilung begriffenen Blastomere liegt eine Polzelle. Es ist nicht mit Sicherheit festzustellen, ob diese

noch von einer Membran umgeben ist oder nicht. Ebenso muss ich es offen lassen, ob die die Blastomeren umhüllenden Membranen Abkömmlinge der Eimembran sind, oder, was wahrscheinlich ist, von den Blastomeren selbst gebildet werden, nachdem sich die Eimembran aufgelöst hat. Manches deutet wenigstens auf die Möglichkeit einer baldigen Auflösung der Eimembran vielleicht schon vor der Befruchtung hin. Eine Untersuchung über das Verhalten der beim Reifeprozess der Eizelle gebildeten Eimembran, ihres Verhaltens während der Befruchtung und ihrer späteren Schicksale bei Säugetieren gehört aber wegen der Schwierigkeit der Beschaffung der nötigen Stadien und der Feinheit der Membran selbst zu den delikatesten mikroskopischen Untersuchungen und wird wohl nicht auf einmal in erschöpfender Weise durchzuführen sein.

In der Frage, ob das Oolemma von Seite der Eizelle oder aber vom Eiepithel gebildet wird, muss ich mich auf Seite der Autoren stellen, welche das Oolemma als ein Produkt des Epithels betrachten. Hierfür spricht einmal die schon wiederholt von andern und auch von mir wieder betonte, in allen Stadien der Oolemmabildung auffallende äusserst scharfe Abgrenzung der Innenfläche des Oolemmas gegen das Ooplasma, sowie die unanfechtbare Tatsache, dass am frischen Oolemma dessen innerster Teil, die homogene Schicht, die festeste und widerstandsfähigste, somit auch wohl dessen älteste Schicht ist, auf deren Aussenfläche dann allmählich die jüngeren, weicheren Schichten abgelagert werden. Man wird sich diesen Vorgang, auf den ja auch die mitunter deutliche Schichtung des Oolemmas hinweist, derart denken müssen, dass immer neue Teile der spongiösen Schicht in das Oolemma einbezogen werden, während die spongiöse Schicht durch Wachstum der Zellfäden des Eiepithels im ganzen dabei nicht verbraucht wird, sondern erhalten bleibt. Die Durchflechtung der Zellfäden der spongiösen Schicht ist auf Verschiebungen des Epithels und auf damit verbundene

Verschränkungen seiner die spongiöse Schichte bildenden Zellausläufer zurückzuführen. Wissen wir ja doch, dass im Eiepithel Mitosen keineswegs selten sind und weiter, dass die Zahl der den Cumulus ovigerus bildenden Zellen parallel dem Wachstum der Eizelle und des Oolemmas zunehmen muss. Wäre dies nicht der Fall und bliebe die Zahl der Eiepithelien die ursprüngliche wie an einer noch kleinen Ovogonie, so müssten sie sich bei der Volumenzunahme der Eizelle und des Oolemmas durch Seitenspannung abplatten. Das geschieht aber nicht, im Gegenteil, am reifenden Ei werden die Zellen des Eiepithels infolge ihrer Vermehrung durch Seitendruck mehr oder weniger deutlich alternierend in der in Fig. 1 abgebildeten Weise angeordnet. Übrigens hat von Ebner (23a) eine solche Vermehrung direkt durch Zählungen festgestellt. Ich betrachte also mit Retzius das Oolemma als eine aus verfilzten, z. T. bis zu homogenem Aussehen aneinandergepressten Zellausläufern bestehende Bildung, die der Eizelle von aussen durch das Eiepithel aufgelagert wird. Ob dabei noch eine ursprünglich vielleicht flüssige ungeformte Zwischensubstanz eine Rolle am Aufbau des Oolemmas spielt, ist schwer mit Sicherheit zu entscheiden. Jedenfalls aber ist nach meiner Schilderung das Oolemma nicht im Sinne Kolossows nur als Rest der eingedickten Follikelflüssigkeit anzusehen.

Ebensowenig vermag ich Paladino zuzustimmen, wenn er zwischen den Maschen der das Oolemma aufbauenden Fibrillen eine durch zu Grunde gegangene Eiepithelien gelieferte aufgespeicherte Nährsubstanz annimmt, die je nach Verbrauch bald fast gänzlich fehlt, bald als körnige Masse in wechselnder Menge vorhanden ist. Denn ich habe nur intakte Eizellen in intakten Follikeln, niemals aber einen Zerfall von Eiepithel, vielmehr aber das Gegenteil, dessen mitotische Vermehrung beobachtet und ferner wurde schon oben erwähnt, dass die längere Behandlung der Ovarien mit Säuren das Oolemma mehr oder

weniger löst und dass die dadurch bedingten Schnittbilder Paladino irregeführt haben. Ein einziges Mal habe ich an einem Präparate von der Hündin (Fig. 5) »hypolemmale Kerne« zwischen der Eizelle und deren Oolemma gefunden in ähnlicher Weise, wie solche auch jüngst Waldeyer in Fig. 134, p. 330, Lief. X u. XI von Hertwigs Handbuch der Entwickelungslehre abbildet. Waldeyer entscheidet sich nicht über ihre Bedeutung, ob es sich um Nährzellen, nämlich eingewanderte Follikelepithelien oder Leukocyten handelt, die vom Ei aufgenommen und assimiliert werden, oder aber ob diese Zellen die bei der Follikelatresie bekannte Auflösung anbahnen. An dem vorliegenden Präparate handelt es sich, wie ein Blick auf die in Auflösung begriffene, teilweise epithellose Follikelwand (rechts unten) zeigt, um den Beginn einer Follikelatresie und den Anfang der mit einer solchen Hand in Hand gehenden Einwanderung von Eiepithelien oder Leucocyten, die schliesslich in bekannter Weise den Eileib zerstören.

Gegen unsere Auffassung des Oolemmas können auch die von van Beneden, Kölliker und Sobotta geltend gemachten Befunde an mehreiigen Follikeln nicht sprechen. Gewiss findet man, namentlich häufig bei der Hündin, mitunter Eizellen, deren wohlentwickelte Oolemmas sich in kleinerer oder grösserer Ausdehnung berühren, ohne dass sie von Eiepithel umhüllt sind. Aber eine genauere Untersuchung dieser Verhältnisse ergiebt, dass es sich um sehr nahe nebeneinanderliegende Primärfollikel handelt, deren Wand im Verlaufe der weitern Entwickelung sich bis zur Berührung genähert hat. Dann schwindet zuerst die noch dünne Theca, darauf das Epithel an der Berührungsstelle und schliesslich berühren sich an grösseren oder kleineren Stellen die sekundär ihres Epithels beraubten Oolemmas. An Serien lässt sich dieser Vorgang sehr leicht feststellen, ja es lässt sich sogar zeigen, dass das Oolemma an Stellen, wo ihm noch schalenförmige Epithelreste aufsitzen,

mitunter dicker ist als an den nackten, epithellosen Berührungsflächen.

Ich fasse zum Schluss die Ergebnisse dieser Abhandlung kurz zusammen:

1. Das Oolemma ist ein Produkt des intakten, noch lebensfähigen Eiepithels und wird der Eizelle von aussen aufgelagert.
2. An dem völlig ausgebildeten Oolemma sind drei Schichten, die spongiöse, radiäre und homogene Schichte zu unterscheiden.
3. Die radiäre und homogene Schichte des Oolemmas bestehen aus feinsten, unter sich verfilzten Zellfäden des Eiepithels, die je weiter nach innen um so dichter aneinander gepresst sind.
4. Die innerste Schichte des Oolemmas ist die älteste und festeste.
5. Das Oolemma wächst von innen nach aussen durch periphere Auflagerung immer neuer Schichten.
6. Ob zwischen den Oolemmafasern noch eine Zwischensubstanz besteht, ist eine noch offene Frage, ebenso die Frage nach deren Herkunft und Beschaffenheit.
7. Eine durch zerfallende Eiepithelien gelieferte feinkörnige Zwischensubstanz, welche sich in wechselnder Menge zwischen den Oolemmafasern im Sinne Paladinos finden soll, existiert nicht. Die in diesem Sinne von Paladino beschriebenen Bilder sind durch die wechselnd intensive Wirkung der das Oolemma lösenden Säuregemische, welche Paladino zur Fixation verwandte, hervorgerufene Kunsterzeugnisse.
8. Das Oolemma normaler Eizellen besteht nicht aus radiär gestellten Stäbchen. Eine Zerklüftung, welche diese Art von Struktur vortäuschen kann, findet man nur an den abgestorbenen Eizellen in atretischen Follikeln.

9. Die reifende Eizelle des Igels, vielleicht auch die anderer Säugetiere (sicher die des Kaninchens und Meerschweinchens) bildet eine echte Eimembran.
10. Die Eiepithelien hängen nicht nur unter sich durch Zellkommissuren zusammen, sondern können auch durch das Oolemma (radiäre Schicht) mittelst unverzweigter, als Zellkommissuren zu deutender feiner unverästelter Ausläufer mit dem Ooplasma bis zum Eintritt der Reifeerscheinungen zusammenhängen. Sie bilden so mit der Eizelle und unter sich ein zur Ernährung der Eizelle dienendes Syncytium.
11. In Bezug auf die vergleichende Deutung der Eihüllen ist die Eimembran als oogen, also als eine echte »Dotterhaut«, das Oolemma aber als eine sekundäre Auflagerung und als sekundäre Eihülle zu betrachten.

Literatur.

1. Remak: s. Archiv f. Anatomie usw. 1854. S. 252.
2. Leydig: „Lehrbuch der Histologie.“ 1857. S. 511.
3. Reichert, K. B.: Abhandlungen der Berliner Akademie. 1862. S. 109.
4. Pflüger: „Über die Eierstöcke der Säugetiere und des Menschen.“ Leipzig 1863.
5. Waldeyer: a) „Die Geschlechtszellen.“ Handbuch der vergl. und experiment. Entwickelungslehre der Wirbeltiere von O. Hertwig 1901, 1902, 1903. b) „Eierstock und Ei.“ 1870.
6. Bischoff: „Über die Bildung des Säugetiereies und seine Stellung in der Zellenlehre.“ Sitzungsbericht der Kgl. Bayr. Akad. d. Wissensch. Bd. I. S. 242. 1863.
7. Thomson: „Oogenesis.“ Zoolog. Record V, S. 18. 1891/92.
8. Kölliker: „Grundriss der Entwickelungsgeschichte.“ 1884.
9. Lindgren: „Über das Vorhandensein wirklicher Porenkanäle in der Zona pellucida des Säugetiereies und zeitweise Einwanderung von granulösen Zellen durch solche in das Ei.“ Arch. f. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte. Anat. Abt., I. Bd. 1877.
10. Wagener: Bemerkungen über den Eierstock usw. Arch. f. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte. 1879.
11. E. van Beneden: „Contributions à la connaissance de l'ovaire des mammifères.“ Arch. de biol. T. I. 1880.
12. Schäfer: „On the structure of the immature ovarion ovum in the common Fowl and in the Rabbit etc.“ in Proceed of the Royal Soc. of London. Vol. 30, p. 237.
13. Schulin, K.: „Zur Morphologie des Ovariums“ im Arch. f. mikr. Anat. Bd. 19. S. 442. 1881.
14. Flemming, W.: „Zellsubstanz, Kern und Zellteilung.“ Leipzig 1882.
15. Heape: The Development of the Mole, the ovarion ovum and segmentation of the ovum. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 26. 1886.
16. Janossik: „Über die Struktur der Eizelle.“ Bibliographie anatom. Vol. 1. S. 91. 1893.

17. Nagel: „Das menschliche Ei.“ Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. 31. 1888 und Handbuch der Anatomie d. Menschen. Herausgegeben von Karl v. Bardeleben. Bd. VII, 2. 1896.

18. Caldwell: „The Embryolog of Monotremata and Marsupialia.“ T. I. Philos. Transact. Royal Soc. London for the year 1887. Vol. 179, S. 463. 3 T. S. a. Proceed Royal Soc. Vol. 42. 1887.

19. Paladino: „Ulteriori ricerche sulla distruzione e sul rinnovamento continuo del parenchyma ovarico“, un vol di p. 230 con IX Tab. Napoli 1887.

20. Paladino: s. Anat. Anz. 1890.

21. Retzius: „Über den Bau des Eierstockseies.“ Hygieia Festband. 1889.
Derselbe: „Die Interzellularbrücken des Eierstockseies und der Follikelzellen, sowie über Entwickelung der Zona pellucida.“
„ Verhandlungen der anat. Gesellschaft in Berlin 1889. S. 10.

22. Kolossow: „Eine Untersuchungsmethode des Epithelgewebes, besonders der Drüsenepithelien und die erhaltenen Resultate.“ Archiv f. mikr. Anat. Bd. 52, S. 30.

23. von Ebner: a) „Über das Verhalten der Zona pellucida zum Ei.“ Anat. Anz. Bd. 43, S. 55. 1900. b) Köllikers Handb. d. Gewebelehre d. Menschen. Bd. III. 1900.

24. Kölliker: „Über die Entwicklung der Graafschen Follikel und Eier.“ Sitzungsbericht d. physiol. med. Gesellschaft in Würzburg 1898.

25. Sobotta: „Atlas und Grundriss der Histologie.“ 1902. S. 89.

26. Barry: „Researches in Embryologie.“ Ser. I, II, III, in Philos. Trans. 1838–40.

27. Keber: „Über den Eintritt der Samenzellen in das Ei.“ Königsberg 1853.

28. Holl: „Über die Reifung der Eizelle bei den Säugetieren.“ Sitzungsbericht d. Kgl. Akad. d. Wissensch. in Wien. 1893.

29. Bonnet: „Über Plasmodien und Syncytien in der Plazenta.“

30. Crety: „Contribuzione alla conoszenza dell ovario die Chirotteri.“ Ric. Laborat. Anat. Univ. Roma. Vol. III. 1894.

31. Morowitin: „Über die Nerven der Ovarien.“ Trav. Soc. Imp. Nat. St. Petersburg. Vol. XXXI. 1901.

32. Regaud et Policard: „Notes histologiques sur l'ovaire des mammifères.“ C. R. Ass. Anat. 3. Less. 1901.
Secrétion par les cellules folliculeuses d'une produit particulier et l'accumulation de ce produit dans les protoplasma de l'ovule.“ C. R. Soc. Biol. Paris. T. 53.

33. Meissner: Zeitschrift für wissensch. Zoologie. Bd. VI, 1885, S. 248. Taf. VII, Fig. 11.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Schnitt durch eine fertige, in die Reife eintretende Oogonie eines kurze Zeit trächtigen Igelweibchens.

Das aus alternierend gestellten und teilweise durch Kommissuren zusammenhängender Zellen bestehende Eiepithel bildet eine sehr undeutliche spongiöse Schicht des Oolemmas. Die radiäre und kompakte Schichte des Oolemmas ist deutlich. Im hypoolemmalen Raume zwischen Ooplasma und Oolemma die sehr zarte Eimembran. Links neben dem exzentrischen, einige Netzknoten und den angeschnittenen Keimfleck enthaltenden Keimbläschen das Oozentrum oder der Sphärenapparat der Eizelle. V. ca. $\frac{500}{1}$.

Fig. 2. Schnitt durch eine Oocyte desselben Igelweibchens mit abgeschnürter erster Polocyte aus einem Follikel in beginnender Atresie.

Die mit dem Eiepithel zusammenhängenden Zellen der Retinacula zeigen beginnende Destruktionserscheinungen, die Retinacula werden aufgelöst.

Am Oolemma sind die spongiöse, radiäre und kompakte Schichte sehr deutlich; unten ist das Oolemma durch den Schnitt eingerissen.

Eine Eimembran ist nur teilweise (noch rechts von der Polocyte), besser aber in dem nächstfolgenden Schnitt zu sehen.

Eine Polocyte ist abgeschnürt und enthält wie der Rest des Keimbläschens sehr kleine kugelförmige Chromosomen. V. ca. $\frac{500}{1}$.

Fig. 3. Ein Stück des Oolemmas einer fertigen Eizelle vom Kaninchen mit aufsitzendem Eiepithel nach Fixierung mit Kleinenbergscher Pikrin-Schwefelsäurelösung. Man sieht das durch Eiepithel und Ooplasma gebildete nutritive Syncytium und die spongiöse Schichte des Oolemmas. Das übrige Oolemma ist durch die Säurewirkung aufgelöst. V. ca. $\frac{700}{1}$. Die Grenzlinie des Ooplasma ist in der Figur viel zu scharf zum Ausdruck gebracht.

Fig. 4. Schnitt durch einen in Furchung begriffenen Keim desselben Igelweibchens aus dem ovarialen Drittel des Eileiters. Das Eiepithel wird z. T. unter Symplasmabildung aufgelöst und abgestreift. Dabei werden die Fäden der spongiösen Schichte lang ausgezogen. Das ganze Oolemma ist etwas gequollen und seine Struktur dadurch verwischt, doch kann man noch seine 3 Schichten deutlich erkennen. Am wenigsten ist die resistente kompakte Schichte verändert.

Die 3 Blastomeren sind von äusserst feinen, etwas von ihnen abgehobenen Membranen umgeben. V. ca. $\frac{750}{1}$.

Fig. 5. Schnitt durch eine fertige Oogonie einer 23 Tage belegten Hündin.

Die Theca folliculi zeigt durch teilweises Fehlen ihres Epithels und Auflockerung ihrer Bindegewebszellen die Erscheinung beginnender Follikelatresie (rechts unten). Am Oolemma Andeutung der 3 Schichten. Im hypoolemmalen Raum 3 hypoolemmale Kerne.